1938 N 5-6

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ
МАТЕМАТИЧЕСКИХ
И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

IMPERIAL MYCOLOGICAL
27 APR 1939
INSTITUTE

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

CLASSE DES SCIENCES
MATHÉMATIQUES
ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА MOSCOU

ЗООЛОГИЯ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

Материалы по вредителям животноводства в фауне преимущественно Южного Казахстана. Под редакцией заслуж. деятеля науки Е. Н. Павловского. (Труды Казахстанского филиала, вып. 2). 1937. 348 стр. (100 фиг.), 6 вклеек. Ц. в пер. 12 руб.

Никольский, Г. В. Рыбы Таджикистана (Труды Таджикской базы. Том VII. Зоология и паразитология). 1938. 228 стр. 62 рис. Ц. в пер. 15 р.

Памяти академика Михаила Александровича Мензбира. 1937. 640 стр., 10 вкл. Ц. в пер. 25 р.

Проблемы паразитологии и фауны Туркмении (СОПС и Наркомздрав Туркменской ССР. Труды СОПС. Серия Туркменская, вып. 9). 1937. 372 стр. 78 рис. Ц. в пер. 17 р.

Труды Зоологического института. Том IV, вып. 3—4. 1937. 2 ненум. стр.+ 208 стр., 33+1 табл. Ц. 12 р.

Труды Зоологического института. Том IV, вып. 5. А. М. Дьяконов. Монографический очерк морских звезд северо-западных частей Тихого океана (Echinodermata Asteroidea). 1. Род Leptasterias Fisher (с 20 табл.). Введение. Таблицы для определения видов рода Leptasterias, встречающихся в восточных водах Союза. Описание родов и видов. Объяснение таблиц. Таблицы рисунков. 1938. 2+749—914 стр.+20 табл. Ц. 10 р.

Труды Зоологического института. Том V, вып. I. Н. Я. Кузнецов. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение (преимущественно на основе материала по чешуекрылым). 1938. 85 стр. Ц. 4 р. 50 к.

Труды Зоологического сектора. Том II. (Грузинский филиал). 1938. 194 стр. Ц. 8 р. 50 к,

Труды Полярной комиссии. Вып. 30. Н. А. Остроумов. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. 1937. 116 стр. Ц. 4 р.

Тугаринов, А. Я. и Козлова-Пушкарева, Е. В. Жизнь птиц на зимовке в Кызылагачском заповеднике им. С. М. Кирова. Труды Азербайджанского филиала, XXXVI. Зоологическая серия. 1938. 110 стр. (карта) + 22 рис. Ц. 6 р.

ЗАКАЗЫ НАПРАВЛЯТЬ:

Конторе по распространению изданий «Академкнига» — Москва, Больш. Черкасский пер., д. № 2.

Филиалам Конторы «Академкнига»

Ленинград, 104, Проспект Володарского, 53-а.
Киев, ул. Свердлова, 15.
Харьков «3«, ул. Свободной Академии, 13.
Одесса, ул. 10-летия Красной Армии, № 28.
Ростов н/Дону, ул. Энгельса, 68.
Минск, Советская, 57.

Подписным пунктам «Академкнига»

Новосибирск, Центр. почтамт БОСК 47.
Свердловск, ул. Малышева, 31/8.
Горький, п/я № 46.
Саратов, Советская, 3, кв. 18.
Воронеж, ул. Ткаченко, д. № 34, кв. 26.
Тбилиси, ул. Барнова, 22.
Ташкент, Главный почтамт, п/я № 128.

ЗАКАЗЫ ПРИНИМАЮТСЯ ТАКЖЕ ДОВЕРЕННЫМИ, СНАБЖЕННЫМИ УДОСТОВЕРЕНИЯМИ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 5—6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва ★ 1938

Ответственный редактор — академик-секретарь
Отделения математических и естественных наук
академик А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум Биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер

Редактор серии Н. И. Малаховский

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Д. М. МИХЛИН и А. Н. БАХ

БИОХИМИЧЕСКИЙ СИНТЕЗ ЛИМОННОЙ КИСЛОТЫ

Предварительное сообщение

В 1936 году Кнооп и Мартиус (4) осуществили химический синтез лимонной кислоты путем конденсации в щелочной среде щавелево-уксусной кислоты с пировиноградной и окисления конденсата перекисью водорода. В следующем году Кребс (5) описал синтез очень незначительных количеств лимонной кислоты из тех же исходных веществ посредством животной ткани. Брейшу (2), однако, не удалось воспроизвести описанный Кребсом синтез. После введения животным янтарной, фумаровой или яблочной кислоты Смиту и Ортену (8) удалось обнаружить повышенное содержание лимонной кислоты в моче животных. Эти опыты, однако, не могут служить достаточным доказательством образования лимонной кислоты из названных дикарбоновых кислот и продуктов их превращений, так как такой же эффект получается и с малоновой кислотой, которую трудно поставить в непосредственную связь с лимонной кислотой.

Что касается химизма образования лимонной кислоты в растительных организмах, то высказанная Виртаненом (9) мысль о роли щавелево-уксусной кислоты при синтезе лимонной не была, насколько нам известно, подтверждена экспериментально. Недавно были опубликованы Буткевичем (1) экспериментальные данные и теоретические обоснования ранее выдвинутой им мысли об образовании лимонной кислоты из окисленной целой молекулы сахара.

Ввиду обилия противоречивых данных по вопросу о химизме образования лимонной кислоты, которой в последнее время стали приписывать большую роль в обмене веществ (5), казалось целесообразным обратиться к такому представителю высших растений, в котором лимонная кислота является стабильным продуктом и где обмен веществ мог бы оказаться менее сложным, чем в плесневых грибах или в животном организме. Мы выбрали для этого один сорт табака *Nicotiana rustica*, предоставленный нам проф. Костовым. Мы воспользовались также предложенным Мотесом (6) и тщательно разработанным А. Л. Курсановым (4) методом вакуум-инфильтрации, позволяющим вводить в лист значительные количества некоторых веществ без нарушения целостности клетки. Таким путем удается обнаружить новообразование лимонной кислоты в листе, где содержание этого вещества нормально достигает значительных количеств.

Применявшийся нами метод состоял в следующем: свежие табачные листья разрезаются по средней линии на равные части (половинки). Точно отвешиваются 2 г правых половинок и столько же левых.

Обычно для этого требуется 4—5 листочков, которые разрезаются ножницами на пластинки по 2—3 см² каждая. Одна проба инфильтрируется водой и служит контролем. Другая, соответствующая первой и состоящая из симметричных ей половинок, инфильтрируется щавелево-кислым натрием в смеси с нейтрализованной пировиноградной кислотой или без этой последней. Кроме щавелево-кислого натрия, были поставлены опыты с янтарной и яблочной кислотами, а также с глюкозой. Общий объем жидкости составляет 15 мл. После инфильтрации, которая достигается эвакуированием эксикатора, куда помещаются стаканчики с листьями в соответственных жидкостях, причем последние проникают в межклеточные пространства, листочки оставляются в жидкости на 18 часов при комнатной температуре (18°). На другой день прибавляется трихлоруксусная кислота до 5%. Листочки растираются с песком в этой жидкости. Фильтруется. Из каждой пробы берется по 2 мл для определения лимонной кислоты по методу Pucher'a (7). Метод этот отличается большой чувствительностью и достаточной точностью. Колориметрическое определение производится посредством штуфен-фотометра. Кроме лимонной кислоты, при этом определялась бы и ацетондикарбоновая кислота, если бы она не разрушалась предварительно кипячением в 2%-ной серной кислоте.

В опыт следует брать лишь здоровые молодые листья. Старые или поврежденные листья не синтезировали лимонной кислоты в условиях нашего опыта.

В нижеследующей таблице приведены результаты опытов, относящихся к лету и осени 1938 г. Инфильтрировались однопроцентные растворы.

Дата	Состав жидкости	М² лимонной кислоты в 2 мл экстракта
22/VIII	Глюкоза	0,82
	Вода	0,80
10/X	Глюкоза	0,84
	Вода	0,86
22/VIII	Янтарная кислота	0,92
	Вода	0,78
10/X	Янтарная кислота	0,85
	Вода	0,72
26/VIII	Яблочная кислота	0,90
	Вода	0,65
26/VIII	Яблочная + пировиноградная	1,18
	Вода	0,78
28/VIII	Щавелево-уксусная + пировиноградная	2,08
	Вода	0,76
10/X	Щавелево-уксусная + пировиноградная	1,06
	Вода	0,76
28/VIII	Щавелево-уксусная кислота	1,34
	Вода	0,72

Как видно из приведенной таблицы, наибольший выход лимонной кислоты получается при введении в табачный лист смеси щавелево-уксусной с пировиноградной кислотой. При введении одной нейтрализованной на лакмус щавелево-уксусной кислоты выход лимонной кислоты в некоторых случаях удваивается, в других случаях прирост превышает 50%. То же с яблочной кислотой. Меньший прирост дает янтарная кислота, но во всех наших опытах влияние и этой кислоты также сказывалось на содержании лимонной кислоты

в табачных листьях. Мы вправе поэтому думать, что янтарная кислота через фумаровую и яблочную переходит в листе в щавелево-уксусную кислоту, которая, конденсируясь с пировиноградной, дает в результате декарбоксилирования и окисления лимонную кислоту. Лимонную кислоту можно в конечном счете рассматривать как продукт конденсации щавелево-уксусной кислоты с уксусной. Однако инфильтрация смеси названных веществ в достаточных концентрациях или одной только соли уксусной кислоты ведет лишь к быстрому увяданию листа, не отражаясь на содержании лимонной кислоты. Можно думать, что найденные нами превращения дикарбоновых кислот представляют собою общебиологический путь образования лимонной кислоты. Продолжающиеся у нас исследования имеют целью выяснение этого вопроса, а также отношение синтеза лимонной кислоты к азотистому и углеводному обмену.

Институт биохимии.
Академия Наук СССР.

Поступило
3. XI. 1938.

D. MICHLIN and A. BACH.
ON THE BIO-CHEMICAL SYNTHESIS OF CITRIC ACID

SUMMARY

Impregnation, by the method of vacuum infiltration, into a tobacco leaf (Nicotiana rustica) of a solution containing neutralized oxal-acetic acid or l-malic acid in a mixture with pyruvic acid results in a doubled yield of citric acid; sometimes it even rises to three times the amount, as compared with control symmetrical halves infiltrated with water. The effect produced by succinic acid is much lower. The infiltration of a 1 percent solution of glucose, or of a mixture of one of the above mentioned dicarbonic acids with acetic acid has no influence on the content of citric acid in tobacco leaves. Positive results are only obtained with young growing leaves cut up in small pieces. The leaves are left in the above liquid for 18 hours. The citric acid is determined by Pucher's method.

The authors are at present studying the part played by citric acid in carbohydrate and protein metabolism as connected with the phenomena described above.

LITERATURE

[1] Breusch, Zs. physiol. Chem. 250, 262, 1937.
[2] Butkevitsch, Doklady of the U.S.S.R. Acad, of Sc. 18,659, 1938.
[3] Knoop und Martius, Zs. physiol. Chem. 242, 1, 1936.
[4] Kursanov, Biochemia I, issue 3, 1936.
[5] Krebs, Enzymologia, B. 4, 148, 1937.
[6] Motes, Planta, 19, 117, 1933.
[7] Pucher, Shermann and Wickery, J. Biol. Chem. 113, 235, 1936.
[8] Smith and Orten, J. biol. Chem. 124, 43, 1938.
[9] Virtanen, quoted from Chem. Zbl. 1931, II, 588.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

И. Г. БЕЙЛИН

ЭПИФИТИИ РЖАВЧИН НА ПШЕНИЦЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ ГОДЫ НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ И ФАКТОРЫ, СПОСОБСТВОВАВШИЕ ИХ ВОЗНИКНОВЕНИЮ И РАЗВИТИЮ

(*Представлено академиком* Б. А. Келлером)

Настоящая статья ставит своей задачей выявить роль естественно-исторических факторов и человека в создании среды, способствующей возникновению и развитию эпифитий ржавчин. Вначале на ряде примеров демонстрируется влияние эпифитий на количество и качество урожаев и подчеркивается роль естественного отбора в сохранении форм, устойчивых к массовым заболеваниям. Далее дается сопоставление величин урожаев лучших стандартных и местных сортов за ряд лет, которые показывают, что в процессе селекции и при районировании сортов на огромных площадях вопросу об устойчивости этих сортов к массовым заболеваниям не уделялось должного внимания. Недооценка роли таких заболеваний и привела к тому, что с 1932 г. эпифитии ржавчин на Северном Кавказе стали почти обычным явлением. Последняя глава посвящается вопросу о роли среды (рельеф, климат, погода) как фактора, способствующего возникновению и развитию эпифитий. Сделанные в статье указания должны послужить основанием при выработке комплекса мероприятий по предупреждению эпифитий и борьбе с ними.

> «Ничего не может быть легче, как признать на словах истинность этой всеобщей борьбы за существование, и ничего не может быть труднее, — по крайней мере я испытал это на себе, — как постоянно помнить об этом заключении». Дарвин. «Происхождение видов».

На огромных пространствах нашего Союза Северный Кавказ является центром озимой пшеницы. Более 3 млн. га занято здесь пшеницей, которая должна давать на социалистических полях высокие и устойчивые урожаи. А между тем за последние годы (с 1932 по 1937 г.) устойчивость и качество этих урожаев недопустимо колеблются.

Одной из важнейших причин этих колебаний являются эпифитии ржавчин: *Puccinia triticina*, *P. graminis*, *P. glumarum*. Чтобы дать конкретное представление о поведении некоторых стандартных сортов в ржавчинные годы, на табл. 1 даны количество и абсолютный вес урожая наших лучших стандартных сортов, сильно поражаемых *P. triticina*, и американских сортов, устойчивых к ней.

Эти цифры показывают, что в районе, для которого Украинка — стандартный сорт, урожаи ее в этот год были почти вдвое ниже

Таблица 1

Урожай союзных стандартов сравнительно с урожаем наиболее устойчивых к ржавчине сортов из Северной Америки в 1932 г. на Отрадо-Кубанском сортоучастке госсортосети

Сорта	Урожай в ц на га	Абсолютный вес	% поражения бурой ржавчиной
Украинка	12.4	25	100
Гостианум 237 . . .	9.2	17.2	100
Канр. Фульк. 266287	21.9	30.0	10
» » 266319	19.4	29.7	5
Иллини-Чиф 223521 .	20.6	30.3	4

урожаев Канред × Фулькастер (выведен на Канзасской опытной станции) и Иллини-Чиф (выведен на Иллинойсской опытной станции). Такие же низкие урожаи дал и сорт Гостианум 237, которым заняты сотни тысяч га на Северном Кавказе. Что эту резкую разницу в урожае надо отнести, главным образом, за счет ржавчины, показывает табл. 2, где даны урожаи этих же сортов на двух сортоучастках в засушливую нержавчинную весну, когда, например, на Краснодарском сортоучастке за промежуток с 11. III по 12.V выпало всего 2.8 мм осадков и относительная влажность воздуха в апреле опускалась до 9%, а в мае — до 14%.

Как видно, в год без ржавчины урожаи Украинки, Канред × × Фулькастер и Иллини-Чиф почти одинаковы.

В 1933 г. вспыхнула эпифития *P. graminis*. В центральной и южной частях Азово-Черноморского и Северо-Кавказского краев она снизила урожаи почти вдвое, а в отдельных колхозах, например, Георгиевского района, по данным Кузьмичева, урожаи опустились до 1.2 ц на га. В 1935 г. повторилась эпифития *P. triticina*, в 1936 г.—*P. graminis* и *P. triticina*, а на юге и *P. glumarum*. В 1937 г. в Азово-Черноморском крае, больше в Орджоникидзевской области (в новых границах) интенсивно развивалась эпифития *P. glumarum*, определившая в этом году количество и качество урожая. Вот несколько примеров, демонстрирующих роль *P. glumarum* в 1937 г.

Таблица 2

Урожай пшеницы в 1934 г., в ц на га

Сортоучастки	Сорта		
	Украинка	Канр. × Фульк.	Иллини-Чиф
Отрадо-Кубанский .	19.7	19.2	—
Краснодарский . . .	9.4	10.5	9.4

В Моздокском районе зерно стандартного сорта Кооператорка, неустойчивого к этой ржавчине, с площади около 20 тыс. га получилось такое мелкое и щуплое, что на посев на этой всей площади пришлось привозить семена из других районов. В Георгиевском районе в ряде колхозов урожай снизился до 4—6 ц с га, тогда как урожаи более устойчивой Ставрополькн на таких же землях при таких же сроках посева были вдвое больше. В Терском районе Кооператорка дала в среднем 6—8 ц с га, а Ставропольна — 17 ц. На табл. 3 показано влияние в этот год желтой ржавчины на количество и качество урожая пшениц на одном из сортоучастков — Ессентукском — в условиях предгорий, где в 1937 г. пшеницы были поражены только этой ржавчиной.

Эта таблица показывает, что основным фактором, определившим количество и качество урожая на этом участке в 1937 г., была желтая ржавчина. Так, первые по порядку 5 сортов, наиболее по-

Таблица 3

Влияние степени поражения желтой ржавчиной на количество и качество урожая сортов озимой пшеницы
(1937 г., Ессентукский сортоучасток)

Сорта	Пораженность ржавчиной	Урожай	Абсолютный вес	Натура	Срок оценки поражения
1. Харвест-Куин	0.9	15.0	25.0	657	21/VI
2. Кооператорка	0.7	10.2	18.4	524	17/VI
3. Тенмарк	0.6	12.8	22.41	525	17/VI
4. Каувел	0.6	14.7	19.6	515	17/VI
5. Канр. × Фульк. 266287	0.4	17.3	25.48	623	17/VI
6. » » 266139	0.3	19.9	28.67	646	17/VI
7. Украинка	0.3	20.7	27.69	700	21/VI
8. Московская 3251	0.3	23.6	33.38	728	21/VI
9. Земка	0.2		35.55	743	21/VI
10. Ставропольска 0328	0.1	23.5	28.54	653	21/VI
11. Ферругинеум 622	0.1	27.9	32.02	761	17/VI
12. » 622/2	0.1	24.0	33.10	757	17/VI
13. » 51	0.08	29.3	33.0	757	17/VI
14. Иллини-Чиф 223421	0.1	29.4	32.0	739	17/VI
15. Цезиум Н 46	0.1	26.9	31.27	747	17/VI
16. Кларкен [1]	0.2	26.6	39.85	792	21/VI

раженные ею, дали наименьший урожай низкого абсолютного веса (не выше 25 г) и натуры ниже 700. Высокой урожайностью, абсолютным весом от 28 до 40 г и натурой выше 700 выделились последние 7 сортов, наиболее устойчивые в отношении желтой ржавчины. Промежуточное положение заняли сорта средней устойчивости. Теперь становятся понятными причины, обусловившие те в некоторых случаях почти катастрофически низкие урожаи, которые получены на огромных площадях Моздокского, Георгиевского и юго-западной части Буденновского и прилежащих к ним районов, где наибольшие площади были засеяны неустойчивым сортом — Кооператоркой.

Эпифитии в прошлом и естественный отбор

Приведенные отрывочные данные показывают, как отражаются эпифитии ржавчин на урожае пшениц.

Попытаемся заглянуть в прошлое, проследить ряд других эпифитий и, может быть, установить некоторые основные положения, исходя из которых мы поймем, что происходит сейчас.

Еще в конце 18-го столетия зафиксировано различное отношение сортов в годы эпифитий. Так, Дарвин пишет: «Найт скрестил также несколько разновидностей пшеницы и говорит, что в 1795 и 1799 гг., когда почти весь посев хлеба погиб от паразитных грибков, только одни эти разновидности во всем околотке спаслись, хотя и были посеяны на разной почве и в разных местах». Нас здесь интересует факт гибели почти всего посева от «паразитных грибков».

В 1845 г. и в последующие годы эпифитии *Phytophtora infestans* ликвидировала десятки сортов картофеля, культивировавшихся в

[1] Посеян позже на 10 дней.

Западной Европе. Вспыхнувшая в начале 20-го столетия эпифития *Endothia parasitica* на *Castanea dentata* в ряде восточных штатов США почти нацело уничтожила этот ценный вид, занимавший огромные пространства. Heald по крайней мере считает, что этот вид каштана обречен на гибель, несмотря на все меры, применяющиеся в борьбе с грибком. В большинстве областей нашего Союза за время с 1911 по 1921 г. эпифития *Sphaerotheca mors uvae* на крыжовнике погубила сорта, неустойчивые к этому паразиту.

На наших глазах в бывшей ЦЧО и ряде других областей нацело выпали сорта подсолнечника Саратовской и Харьковской селекции, занимавшие не так давно сотни тысяч га, неустойчивые в отношении ржавчины и формы *Orobanche cumana*, выявленной Ждановым только в 1927 г. Примеры, которые нетрудно умножить, говорят о том, что отдельные сорта, разновидности и виды культурных и диких растений почти нацело выпадали под влиянием массовых заболеваний. Надо думать, что во все времена, когда уже существовало несколько форм того или другого паразита, вирулентность их была неодинаковой. Наиболее вирулентные формы, вызывая в годы эпифитий массовую гибель своих хозяев, тем самым обрекали себя на гибель. В таких случаях сохранялись, вероятно, наиболее ослабленные формы, менее вирулентные, и, значит, в процессе взаимодействия паразита и хозяина накопились сорта или разновидности хозяев, более устойчивые к этим менее вирулентным формам. Этим, вероятно, можно объяснить, что в областях и зонах с температурным и водным режимом, благоприятным для развития той или другой эпифитии, сохранились формы, устойчивые к заболеваниям. Так, в страшную эпифитию *Phytophtora infestans* в 1845 г., охватившую почти всю Западную Европу и вызвавшую смерть от голода более 250 тыс. человек из 8 млн. только в одной Ирландии, в очагах эпифитии могли сохраниться только сорта или отдельные экземпляры картофеля, в той или другой степени устойчивые к фитофторе. И понятно, что при таких эпифитиях наряду с естественным отбором устойчивых сортов шел и бессознательный отбор примитивно хозяйствующим человеком того, хотя бы по внешности лучшего, что годно было как семенной материал. Особенно жестким должен был быть отбор в процессе эпифитий ржавчин, при которых заражение возможно в течение всего вегетационного периода, и сильно пораженные растения или не дают зерна, или дают зерно мелкое, легкое, щуплое. Если учесть, что у растений, пораженных в ранние стадии развития, корневая система развивается резко ослабленной (опыты Murphy с *P. coronata* и Bever'a с *P. glumarum*), то в обычно высевавшихся сортосмесях более устойчивые формы развивались лучше за счет ослабленных своих соседей и давали более крупное, тяжелое зерно. Если даже примитивно хозяйствующий человек не отвеивал и не отсеивал хорошее зерно и высевал его вместе с легким и щуплым, растения, развивавшиеся из здоровых зерен, в процессе конкуренции за воду и питательные вещества в почве, за солнечный свет, заглушали хуже развивавшиеся растения из мелких, щуплых зерен. В результате этого в течение веков и десятилетий сохранились главным образом формы, устойчивые к той или другой ржавчине. Особенно интенсивно шел этот процесс естественного отбора в тех областях и зонах, где условия особенно благоприятны для массового развития ржавчин, т. е. в областях достаточ-

ного и избыточного увлажнения, с зимами теплыми и снежными, способствовавшими перезимовке ржавчин в стадии уредо или уредомицелия. Предгорья Северного Кавказа, Карпатских и Трансильванских гор (Банат в Венгрии) были теми областями, где сохранились интересующие нас наиболее устойчивые к ржавчинам местные сорта: Кубанки, Глинки, красноколоски, банатки и седоуски.

Сорта местных пшениц, устойчивые к ржавчине на Северном Кавказе и в провинции Банат (Венгрия)

Только во второй половине 19-го века Де-Бари решил вопрос о промежуточном хозяине *P. graminis*, а в конце его Эриксон выделил *P. glumarum* из *P. rubigo vera*. Если в начале 20-го столетия в русской сельскохозяйственной литературе и встречаются характеристики наших сортов в отношении устойчивости или поражаемости ржавчиной, то чаще без указания вида ржавчин. Лучшие, четкие характеристики, как это ни странно, можно найти в американской и английской литературе при описании сортов, интродуцированных из России в США и Англию. Ниже приводится ряд примеров, характеризующих местные пшеницы.

В 1903 г. Сафронов в статье «Пшеницы» писал между прочим: «В южной и средней России распространена и возделывается в больших размерах также обыкновенная красная пшеница озимая и яровая... она не боится морозов, она не полегает и мало подвержена ржавчине[1], но урожаи дает невысокие. Распространена также в США под именем красной русской пшеницы *(Red Russian)* и, повидимому, путем культуры может быть превращена в одну из самых ценных пшениц...»

«Для наших южных и юго-восточных областей твердые пшеницы имеют особо важное значение, так как удаются здесь прекрасно и потому разводятся в больших размерах... Кубанка с соломой желтой средней длины, хорошо противостоящей полеганию и ржавчине». (Очевидно речь идет об устойчивости к *P. graminis*).

Об одной из этих кубанок A. Clark так отзывался в 1926 г.: «После 35 лет культуры (в США) Кубанка считается наиболее широко распространенной твердой пшеницей и является стандартным сортом при суждении о качествах новых сортов, полученных путем селекции и гибридизации».

В 1873 г. группой менонитов, эмигрировавших с юга России в Америку в штат Канзас, были завезены семена озимой пшеницы Turkey. Это была первая попытка высевать в этих местах стекловидную озимую пшеницу, давшая прекрасные результаты.

Карлетон, ознакомившись с поведением этой пшеницы в штате Канзас, настолько заинтересовался ее засухоустойчивостью, хорошими урожаями при неблагоприятных условиях роста и развития, что в 1900 г. выехал в Россию со специальной целью собрать дополнительный материал по этой и другим пшеницам и привез с собой Turkey, Kharkof, Crimean, Beloglina и другие сорта, вернее — сортосмеси. На табл. 4 даны площади под сортом Turkey и производными от него для США за ряд лет, достаточно характеризующие их ценность.

[1] Разрядка наша. — *И. Б.*

Таблица 4

Площади под сортом Turkey и производными от него, в акрах

Сорта	Год передачи населению	Годы		
		1919	1929	1934
Turkey	1874	ок. 21 000 000	15 542 434	14 828 939
Blackhull	1917	—	5 959 067	6 617 379
Kanred	1917	—	3 490 184	2 928 980
Итого	—	ок. 21 000 000	24 991 685	24 375 298
Всего под пшеницей в США	—	—	54 981 144	56 412 307

По Humprey, Hungerford and Johnson сорт Turkey высокоустойчив к *P. glumarum*, как и Red Russian, о которой писал Сафронов.

К сожалению, нам не удалось установить точно, откуда происходит Turkey. У А. Clark'a имеется указание, что она вывезена из места... «к востоку и северу от Черного моря и к северу от Кавказских гор». Надо думать, что эти места — районы Ставрополя или близкие к нему.

От скрещивания Turkey и Одесса на Миннесотской станции получен гибрид Минтурки, устойчивый к стеблевой ржавчине, полеганию и вонючей головне.

В 1903 г. Бойлей привез с юга России сорт (вернее, сортосмесь) твердой пшеницы Monad, исключительно устойчивый к *P. graminis*. В эпифитию этой ржавчины в 1916 г. урожай его был на 8.8 буш. на акр выше других наиболее урожайных твердых пшениц и на 12.7 буш. выше урожая Маркиз.

В 1917 г. Вольдрон и Кларк, независимо друг от друга, выявили, что примесь мягкой пшеницы к Monad'у также устойчива к *P. graminis*. В истории американской селекции это был первый случай нахождения мягкой пшеницы, устойчивой к этой ржавчине. Эта пшеница получила название Kota (сокращенное Сев. Дакота). Урожай этого сорта в Сев. и Южной Дакоте за 1918—1923 гг. был выше урожаев Маркиза в этих же штатах, как видно из табл. 5.

Таблица 5

Урожаи сортов Kota и Маркиз в Сев. Дакоте, в процентах (урожай Маркиза принят за 100)

Сорта	Fargo 1918 — 1923	Mandan 1920 — 1923	Dickinson 1919 — 1923
Kota	121.4	113.7	114.7
Маркиз	100	100	100

Испытанный в течение 6 лет, он не уступил Маркизу в мукомольно-хлебопекарных качествах. Вольдроном, стремившимся сочетать

в одном сорте устойчивость к *P. graminis* с засухоустойчивостью, высокой урожайностью и высокими качествами зерна, Kota был признан наиболее подходящим материалом для скрещивания с Hard Federation.

В результате скрещивания Kota с Маркизом Вольдрон получил в 1926 г. сорт Сирес, урожайный, устойчивый к *P. graminis* и к засухе. Сирес занимал в 1929 г. площадь в 347 632 акра, в 1934 г. — 4 453 487 акров. Такой быстрый рост площадей под новым сортом — явление не совсем обычное даже для США.

В Англии, где ржавчина была бичом пшеницы, еще в начале 20-го столетия Биффен поставил перед собой задачу вывести сорта, устойчивые в отношении *P. glumarum*. С этой целью он скрестил сорт Square Head's Master с русским сортом Glinka, вполне устойчивым к *P. glumarum*. Результаты получились блестящие. Что Glinka происходит из Северного Кавказа — нет сомнений. Это район с. Белая-Глинка Краснодарского края.

В конце 19-го и начале 20-го столетия на Северный Кавказ были завезены знаменитые венгерские банатки, из которых были отобраны наши «лучшие» стандартные сорта Дюрабль и Украинка — чемпионы в отношении поражаемости ржавчинами. Что среди банаток несомненно имелись и формы, устойчивые к ржавчине, видно из следующего. Сафронов еще в 1903 г. писал: «Мнение, будто венгерские пшеницы стойки против полегания, не совсем справедливо, ибо они не выносят обильного удобрения, зато на пойменных местах они удаются прекрасно тем более, что мало поражаются ржавчиной...»

Из банаток выделена устойчивая к *P. graminis* Степнячка и «Дальневосточная банатка», которую И. Н. Савич-Строганова так характеризует: «По исключительному иммунитету к стеблевой ржавчине и фузариозу, по высокой, а главное, устойчивой урожайности, по неполегаемости соломы, по хорошим хлебопекарным качествам зерна эта старая местная пшеница может поспорить в условиях Приморья с лучшими стандартами».

Казновский в 1914 г., в год эпифитии *P. glumarum* в бывшей Киевской губ., писал о банатке из имения Терещенко, слабо пораженной этой ржавчиной на фоне других сортов средне и сильно пораженных.

И Ставропольку 0328, постепенно вытесняющая Украинку из Северного Кавказа только потому, что она относительно больше устойчива к стеблевой и более выносliва к бурой ржавчине, отобрана из банаток. Последние должны были особенно хорошо себя чувствовать в зоне достаточного увлажнения на Северном Кавказе, так как происходили из провинции Банат, очень сходной по температурному и водному режиму.

На табл. 6 представлены агроклиматические данные метстанции Темешвар (Банат) и близкой к нему Сегедин и типичных для зоны достаточного увлажнения метстанций Майкопа и Краснодара.

В Банате, как и в Азово-Черноморском крае, наибольшее количество осадков выпадает в мае — июне — в период колошения-молочной спелости. Такое распределение осадков, непродолжительный период засухи, чаще после уборки озимых, относительно высокие температуры в июне и сравнительно мягкие зимы — все это комплекс условий, близких к оптимальным для развития эпифитий *P. triticina* и *P. graminis*. И естественный отбор и бессознательный отбор человеком способствовали сохранению форм, устойчивых к ржавчине. Ре-

Таблица 6

Сравнительные агроклиматические данные по провинции Банат в Венгрии (теперь Румынии) и в зоне достаточного увлажнения на Северном Кавказе

Метстанции	Температура мес. наиболее		Число дней с температурой			Осадков	Продолжительность засухи		
	теплая	холодная	15°	10°	5°		начало	конец	дней
Темешвар .	21.8	— 1.2	141	197	255	655	15/VII	4/IX	52
Сегедин . .	22.2	— 2.7	143	196	242	593	8/VII	15/IX	70
Майкоп . .	22.2	— 2.0	140	210	249	661	15/VII	2/IX	50
Краснодар .	23.7	— 2.1	146	199	245	649	27/VI	3/IX	69

зультатом этого отбора и явились охарактеризованные сорта и сортосмеси: Кубанки, Глинки, Turkey, Red Russian, Monad, Kota, Kanred, банатки и другие формы, устойчивые к одной или нескольким ржавчинам.

Что среди местных пшениц имелись высокоценные формы, показывает и следующее. Гибрид Н-622 местной озимой пшеницы Кособрюховки и Маркиза (В. С. Пустовойт, станция Круглик) оказался устойчивым к *P. triticina* и урожайным. Гибрид Н-51 той же Кособрюховки и Китченера (П. П. Лукьяненко, Краснодарская селекционная станция) выделился высокой урожайностью и такой же устойчивостью к этой ржавчине. Совершенно неожиданно оба эти гибрида проявили устойчивость и к *P. glumarum*.

На табл. 7 представлены урожаи стандартных сортов Украинки, Ставропольки и Кооператорки, гибрида Н-51 и Н-622/2 (линия, отобранная из Н-622) и двух сортов американской селекции: Иллини-Чиф и Канред × Фулькастер 266 287. Из таблицы видно, как резко выделились урожайностью новые гибриды.

Как видно из таблицы, на большинстве сортоучастков первые места по урожайности заняли гибриды Н-622/2 и Н-51. На большинстве сортоучастков урожаи в этот год гибрида Н-622/2 на 9—10 ц на га выше урожая Украинки. И абсолютный вес Украинки и Кооператорки ни на одном сортоучастке не занял первого места.

В ряде районов эти гибриды несомненно вытеснят Украинку, а Иллини-Чиф — Кооператорку. Уже эти цифры говорят о том, какие возможности таятся в местных сортах и какие перспективы открываются при правильном выборе исходного материала для отбора и подбора пар для синтетической селекции при непременном использовании того лучшего, что является результатом естественного отбора и деятельности человека, как факторов эволюции.

Селекция и семеноводство хлебных злаков у нас в СССР и устойчивость стандартных сортов к инфекционным заболеваниям

Стоит просмотреть в книге «Районирование сортов зерновых культур» 1935 г. характеристики наших стандартных сортов пшениц,

Таблица 7

Сравнительные урожаи сортов пшеницы в 1937 г. на сортоучастках Северного Кавказа

Сорта	Сортоучастки									
	Мало-Кабард. без орошения	Мало-Кабард. с орошением	Ессентукский	Георгиевский	Краснодарск.	Ворошиловск.	Отрадо-Кубанский	Сосыкский	Моздокский	Буденновский
Украинка	22.5	25.8	20.7	17.5	28.4	26.5	14.4	25.9	13.2	14.8
Ставрополька 0.328	27.2	29.2	16.1	21.6	33.0	29.5	17.3	30.3	14.7	16.1
Кооператорка	15.9	20.9	10.2	16.1	—	—	—	—	13.3	16.2
Н-622/2	32.7	36.2	29.0	26.0	38.3	32.4	19.9	39.6	14.0	13.8
Н-51	30.0	31.7	29.3	26.9	37.4	30.3	21.1	40.7	18.3	15.3
Иллини-Чиф	27.6	—	29.4	22.2	33.5	31.3	19.5	39.4	22.4	—
Канр. × Фулькастер	18.8	24.5	14.7	19.7	32.0	26.9	20.3	40.7	17.1	14.7
	Абсолютный вес зерна этих же сортов на этих же сортоучастках									
Украинка	35.4	40.1	27.7	—	32.6	35.0	32.2	—	26.5	35.2
Ставрополька 0.328	38.3	41.6	28.5	—	37.7	34.8	32.6	—	31.6	37.8
Кооператорка	33.3	35.7	18.4	—	—	—	—	—	23.3	35.3
Н-622/2	34.7	44.1	33.1	—	36.4	36.6	34.9	—	28.4	33.8
Н-51	36.6	39.0	33.0	—	37.1	34.6	32.8	—	27.1	34.8
Иллини-Чиф	38.2	—	32.0	—	34.6	35.7	34.8	—	30.8	—
Канр. × Фульк. 266287	35.6	36.8	25.5	—	32.0	32.8	34.9	—	26.0	33.9

Примечание: Подчеркнуты величины урожаев и абсолютного веса, наибольшие на данном сортоучастке.

овсов, занимающих сотни тысяч га, чтобы убедиться в том, что в своей работе наши селекционеры не уделяли должного внимания селекции на иммунитет к инфекционным заболеваниям, роль последних в снижении урожаев и колебании их устойчивости недооценивали. Приведем несколько примеров, демонстрирующих это. Сорта Цезиум 0111, Эритроспермум 0341, Дюрабль, занимающие сотни тысяч га, по существу являются «аккумуляторами», рассадниками *Tilletia tritici*. Дюрабль, Украинка наименее устойчивы к *P. triticina* и *P. graminis*, а Дюрабль и к *P. glumarum*. Овес Шатиловский 056, Лоховский, Лейтевицкий наименее устойчивы к *P. coronifera*. Это характеризует отношение селекционеров к вопросам иммунитета к инфекционным заболеваниям. Посмотрим, каково отношение к этим вопросам большинства семеноводов, агроперсонала, всех тех, кто призван изучать накопленный десятилетиями опыт лучших хозяев, знать местные сорта, внедрять лучшие, бороться за устойчивые урожаи, не снижаемые эпифитиями ржавчины, головни. Чем объяснить, что сорт, в отношении которого климатические особенности Мироновского района бывшей Киевской губернии выдвинули специфическое требование — отбор на засухоустойчивость, что этот неустойчивый к ржавчинам сорт Украинка перебрасывается в зону устойчивого и избыточного увлажнения, в Азово-Черноморский и

Орджоникидзевский края, где условия для эпифитий ржавчин особо благоприятны? Как объяснить, что скороспелая, засухоустойчивая Кооператорка, выведенная в Одессе, где в условиях засухи роль ржавчин ничтожна, занимает бо́льшую часть озимого клина в Георгиевском, Терском и других районах — очагах ржавчин? Почему до сих пор сотни тысяч га занимает Дюрабль, обладающий групповой неустойчивостью ко всем ржавчинам и вонючей головне? Почему на сотнях тысяч га в лесостепи Украины и бывшей ЦЧО высеиваются сорта, сильно поражаемые корончатой ржавчиной (Шатиловский 053, Лоховский, Лейтевицкий), если есть устойчивые сорта, не уступающие первым в комплексе других хозяйственно-ценных признаков (Верхнячский 053, Верхнячский 339)?

На эти вопросы должно дать один ответ. Селекционеры, фитопатологи, семеноводы и агрономы недооценивают роль массовых заболеваний. Чтобы показать, к чему это приводит, проследим хотя бы бегло историю роста площадей под сортом Украинка, занимающим более 5 млн. га.

Еремеев в монографии этого сорта указывает на то, что... «уже в сортоиспытании 1913—1914 и 1914—1915 гг. иностранные сорта оказывались непригодными для культуры в условиях засушливого климата Мироновского района с достаточно холодной зимой и жарким в период созревания летом... что по большей устойчивости и против ржавчин и полегаемости некоторые иностранные сорта представляли интересный материал... что особое внимание привлекали к себе банатки...»

Тут прежде всего интересно, что внимание концентрируется на пшеницах «иностранных», и еще интереснее, что в поисках засушливых сортов внимание привлекается к банаткам, привезенным из провинции достаточного увлажнения с мягкими зимами и почти без засух. В 1915 г. выделен был один колос будущей Украинки, который и был размножен. Дальнейшее испытание этого сорта и размножение шли быстрыми темпами.

Что Украинка неустойчива к *P. triticina*, было известно. Тот же Еремеев в своей монографии между прочим пишет: «Во всех пунктах, где в 1926 г. Украинка была сильно поражена ржавчиной, урожаи ее зерна оказались пониженными и она уступила первенство по урожаю более стойким сортам...» Что она сильно поражается *P. graminis*, выяснилось позже.

Так как сильных эпифитий ржавчины на Украине за эти годы не было, площади под Украинкой все увеличивались. Высокие урожаи Украинки, ее выдающиеся мукомольно-хлебопекарные качества привлекли внимание семеноводов, селекционеров-агрономов. В испытании на ряде сортоучастков на Северном Кавказе в 1925 и 1926 гг. Украинка дала высокие урожаи. В результате всего этого в 1927 и 1928 гг. на Северный Кавказ были завезены большие партии ее семян. Ею начали вытеснять местные сорта и сортосмеси. Все больше росли площади под озимой пшеницей, вытеснявшей яровые и среди них твердые пшеницы, устойчивые к *P. triticina*, *P. glumarum* и *P. graminis*. В 1933 г. на Северном Кавказе под неустойчивой к ржавчинам Украинкой было 1 700 000 га. Теперь уже можно подвести итоги поведения Украинки за годы, в которые наряду с ней испытывалась и Ставрополька, отобранная на бывшей Ставропольской опытной станции из местных банаток. На табл. 8 даны сравнительные урожаи Украинки и Ставропольки на большинстве сортоучастков Северного Кавказа.

Таблица 8

Урожай сортов Украинки и Ставрополькн за годы испытаний на сортоучастках Сев. Кавказа

Сортоучастки	С какого года	Сколько лет	Украинка			Ставрополька		
			средний	миним.	максим.	средний	миним.	максим.
Отрадо-Кубанский .	1930[1]	7	16.49	6.4	33.2	16.54	6.7	34.5
Ворошиловский . .	1927[2]	9	19.5	7.6	28.4	20.1	6.1	33.0
Краснодарский . . .	1930[3]	0	20.5	9.4	36.2	23.4	10.3	35.4
Ессентукский	1930[4]	7	16.9	3.1	23.0	18.5	3.3	23.1
Горский	1930	5	16.8	16.0	22.9	19.7	17.0	23.9
Буденновский . . .	1930	8	13.2	0.6	26.1	13.7	0.9	28.0
Георгиевский	1934	4	13.4	5.5	20.3	14.8	7.0	21.6

Для районов Отрадо-Кубанского, Краснодарского, Георгиевского и прилегающих к ним Украинка была сортом особо рекомендуемым, для районов Ессентукского, Горского и соседних — рекомендуемым.

Как видно, ни на одном сортоучастке за годы испытаний Ставрополька не уступила Украинке в урожае, на ряде сортоучастков — Краснодарском, Ессентукском, Горском — средний урожай ее выше на 2—3 ц.

В годы с эпифитиями ржавчин урожаи Украинки резко снижались. Так, на Краснодарском сортоучастке в 1933 г. урожай Украинки равнялся 10,5 ц, а Ставрополькн — 17 ц, в 1936 г. соответственно 18.8 и 23.8 ц, в 1937 г. — 28.4 и 33 ц на га. Ставрополька, более устойчивая к *P. graminis* и более выносливая к *P. triticina*, не менее засухоустойчивая, чем Украинка, по данным Краснодарской селекционной станции, «по мукомольно-хлебопекарным качествам относится к числу лучших сортов и не уступает по этим признакам таким высококачественным пшеницам, как Украинка и Кооператорка».

В результате почти перманентных эпифитий ржавчин за последние годы в Азово-Черноморской области площади под Украинкой сокращаются, а площадь под Ставропольской растет.

В 1937 г. под последней было больше 700 000 га. Этот же процесс вытеснения Украинки идет в Орджоникидзевском крае. А ведь нет уверенности, что Ставрополька — лучшая из банаток, культивировавшихся на Северном Кавказе.

Так обстоит дело с Украинкой. Другой пример: в северные районы Азово-Черноморского и Орджоникидзевского краев с суровыми, часто бесснежными зимами были завезены семена сорта Гостианум 237, одного из наиболее зимостойких сортов и тоже наиболее поражаемого ржавчинами бурой, стеблевой и желтой. Табл. 9 демонстрирует количество и качество урожаев за ряд лет стандартного селекционного сорта Гостианум 237 и местной пшеницы на Буденновском сортоучастке в очень засушливой степи на каштановых почвах.

[1] Без 1933.
[2] Без 1930 и 1933.
[3] Без 1932.
[4] Без 1932, 1933 и 1936.

Таблица 9

Урожай на Буденновском сортоучастке, в ц на га

Сорта	Годы								Средн. за 8 лет
	1926	1927	1928	1929	1930	1931	1932	1933	
Гостианум 237 . . .	13.8	8.8	12.7	10.9	19.4	0.2	3.0	17.3	10.8
Местная . .	13.2	8.1	13.1	11.4	20.0	0.3	3.7	21.6	11.4
	Абсолютный вес, ср. за 7 лет								
Гостианум 237 . . .	27.0	19.0	23.0	23.4	24.9	9.6	21.2	21.2	
Местная . .	30.8	22.8	27.6	27.2	30.5	10.3	24.4	24.8	
	Процент сырого протеина в зерне, ср. за 3 года								
Гостианум 237 . . .	—	—	17.7	17.4	17.7	17.6	—	—	
Местная . .	—	—	18.2	17.4	18.4	18.0	—	—	
Кооператорка . .	—	—	16.7	16.8	16.4	16.6	—	—	

Как видно, образец местной пшеницы не уступил стандарту ни в количестве урожая, ни в величине абсолютного веса и проценте сырого протеина.

Выше указан урожай средний за 8 лет, абсолютный вес за 7 лет и процент сырого протеина в зерне, определенный только за 3 года. И этот факт говорит за то, что неплохи были некоторые местные пшеницы. К 1932 г. большая часть пшеничных площадей была занята стандартными сортами Украинкой и Гостианум 237. Питательная среда для *P. triticina* и *P. graminis* оказалась в неограниченном количестве. Ржавчинная инфекция в отдельных пунктах предгорий несомненно всегда перезимовывала. В 1932 г. фазы развития озимых пшениц в отдельных районах Азово-Черноморского края растянулись. Фаза выхода в трубку, например, на Краснодарской опытной станции задержалась на две недели. Относительная влажность воздуха в июне была высокой. Все это создало обстановку, благоприятную для эпифитии *P. triticina*, которая и вспыхнула в 1932 г.

Огромные заросли барбариса в предгорьях и в частности в Георгиевском районе всегда были очагом *P. graminis*, и в 1933 г. вспыхнула эпифития этой ржавчины. В последующие 1935 и 1936 гг. эти эпифитии повторялись.

В последние годы в засушливую зону Сев. Кавказа была завезена в больших количествах наиболее засухоустойчивая, скороспелая, высокоурожайная Кооператорка. Трудно понять, почему эта засухоустойчивая пшеница, сильно поражаемая *P. triticina* и *P. graminis* и

одна из наименее устойчивых к *P. glumarum*, заняла значительные площади в отнюдь незасушливых районах — Георгиевском, Терском и других, где всегда была в большем или меньшем количестве *P. glumarum*. В 1936 г. в ряде районов — Терском, Георгиевском, Моздокском — вспыхнула эпифития ржавчины, в 1937 г. она захватила сотни тысяч га, в которых преобладали посевы Кооператорки. Как это сказалось на урожае, указывалось вначале.

Вывод ясен: были на Сев. Кавказе пшеницы, устойчивые к ржавчинам, обладавшие комплексом других хозяйственно-ценных признаков, их во-время не выявили, не изучили, не использовали. Даже Ставропольку, выделенную из банаток в 1922 г., оценили только в 1927 г. О темпах ее размножения говорят такие цифры: в 1927/28 г. ее высеяли на 0.2 га, в 1928/29 г. — на 2 га, в 1929/30 г. — на 6 га и в 1930/31 г. — на 17 га.

Кравченко, из работы которого взяты эти цифры, между прочим пишет: «В 1932—1933 г. высокие урожаи были по сорту седоуска местная Кубанская, в связи с ее относительной стойкостью к стеблевой ржавчине».

К 1932 г. на Северном Кавказе более 2500 тыс. га было занято стандартными сортами озимой пшеницы Украинка, Гостианум 237, Кооператорка, к ржавчинам неустойчивыми.

Такие массивы сильно поражаемых пшениц были основным фактором, обусловившим эпифитии ржавчин на Сев. Кавказе за годы 1932—1937.

Еще один пример. В 1935 г. в Америке в штатах Миннесота, Северная и Южная Дакота, Небраска, Манитоба и Саскачеван вспыхнула эпифития *P. graminis*. По интенсивности она не уступала страшным эпифитиям 1904 и 1916 гг. Об убытках, которые она принесла сельскому хозяйству, говорят хотя бы такие цифры. По докладу Conners'a, на юге штата Манитобы больше 50% всей пшеницы и не убиралось. Средний урожай мягких пшениц по штату — 5 буш. на акр, убытки от ржавчины по всему штату—85 млн. долларов. Вольдрон и Кларк сообщают, что в Сев. Дакоте в Langdon'e урожаи сорта Маркиз равнялись 0.4 буш., сорта Цирес — 3.3 буш. и урожаи устойчивого Хоон — 15.5 буш. на акр. По данным Департамента земледелия, потери по этому штату выражаются более чем в 100 млн. долларов. Peltier, Jount и Suneson считают, что урожаи яровой пшеницы по всему штату Небраска только 9 буш. на акр. Казалось бы, эта эпифития лишний раз напомнила о том, какие бедствия несет подчас ржавчина.

А осенью 1936 г. в Краснодарском и соседних районах на десятках га для размножения высеваются закупленные для этого Наркомземом сорта пшениц, определенно неустойчивые к *P. triticina* и *P. graminis*,— Тенмарк и Harvest Queen. В 1937 г. выявилось, что они наименее устойчивы и к *P. glumarum*. На большинстве сортоучастков эти сорта дали наименьшие урожаи худшего качества. Уже с весны видно было, что эти сорта раньше и сильнее других поражены *P. glumarum* — на большинстве сортоучастков. А в декабре 1937 г. в научно-производственном журнале Наркомзема и Наркомсовхозов в статье «Сортовая интродукция, ее ближайшие задачи»—пишется о том, что сорт Тенмарк «несомненно будет ценен для Северо-Кавказского и озимопшеничных районов», и рекомендуется ввести в сортоиспытание этот сорт и ряд других, заведомо неустойчивых к ржавчине: Фулькастер, Фуляйо и др.

Здесь нельзя не подчеркнуть одного очень важного обстоятель-

ства, которое не учитывается, когда рекомендуют ввозить или планируют в посевах сорта, неустойчивые к инфекционным болезням. Дело в том, что интенсивность эпифитии определяется не только вирулентностью паразита, если можно так выразиться, «качеством» его, силой агрессивности, но и количеством его, дозой, действию которой подвергается хозяин, тем, что в немецкой литературе по вопросам эпидемиологии называется Massenwirkung. «Несомненно,— пишет Готштейн,— что маловосприимчивые животные будут поражаться тем сильнее, чем больше число вводимых микробов». Так, при очень сильных дозах инфекции, когда на листья попадает и прорастает на них огромное количество уредоспор, устойчивость их к ржавчине снижается. Роль дозы инфекции в снижении устойчивости сорта показана на опытах Heald'a с искусственным заражением пшеницы Маркиз различными дозами *Tilletia tritici*, в опытах Диксона с искусственным заражением суспенсией *Gibberella Saubinetii* почвы, в которую посеяна пшеница. Murphy в своих опытах со ржавчиной констатировал, что устойчивые сорта поражаются сильно в питомниках, где они высеяны рядом с пораженными. Значит, сильно пораженные сорта в условиях оптимальных для развития ржавчины не только сами дают низкие урожаи, но, будучи очагами заразы, способствуют поражению сортов устойчивых и тем самым снижают и их урожаи.

Естественно возникает вопрос: чем объяснить такую недооценку роли инфекционных заболеваний. Вопрос этот не новый. Еще в 1911 г. А. А. Ячевский писал «... ни Д. Л. Рудзинский, ни другие селекционеры, насколько мне известно, еще не занимались специальным отбором устойчивых сортов, а между тем подобная работа оказала бы огромную пользу русскому земледелию, в особенности по отношению к ржавчине и другим паразитным болезням хлебных злаков... Надо полагать, что это — результат крайней отсталости у нас науки о болезнях растений — фитопатологии, отсутствия курсов ее в сельскохозяйственных школах, результат рутины и эмпирики в опытном деле».

В своем предисловии к 1-му тому «Медицинская микробиология» в 1912 г. И. Мечников писал: «Нужно удивляться тому, что столь молодая и живая наука, как медицинская микробиология, не находила в себе достаточной разработки в России, где вообще с жаром бросаются на всякую новизну. Причиной этого отчасти, может быть, служит недостаточная организация преподавания ее в университетских и других учебных заведениях. Долгое время в России пробавлялись переводами иностранных учебников, большинство которых не отличается широтою взглядов...»

Тем более не приходится удивляться отношению растениеводов к инфекционным заболеваниям растений. В конце 19-го и начале 20-го столетия в тех немногих высших школах, которые существовали, или не было курса фитопатологии, или вместо него читался по существу курс морфологии и систематики грибов.

Позже появились курсы, озаглавленные «Фитопатология» или «Болезни растений и меры борьбы с ними», содержанием которых была та же микология с прибавлением глав об инсектофунгисидах и опрыскивателях. В 1918 г. Вавилов писал: «В то время, как учение о животном иммунитете выделилось в целую самостоятельную дисциплину — иммунологию — науку об иммунитете, разрослось настолько, что потребовалось создание ряда специальных институтов

и журналов, ежегодных обзоров литературы и т. д., учение о растительном иммунитете составляет до сего времени скромную главу фитопатологии, не всегда даже находимую в руководстве по болезням растений...» А через 12 лет, когда число работ по иммунитету достигает 2000—3000, в учебнике по болезням растений для «десятков тысяч специалистов», изданном Ботаническим садом Академии Наук СССР, вопросам об иммунитете уделяется пять страниц, а десятки страниц — описанию грибов, не имеющих хозяйственного значения.

Уже в 1930 г. образованнейший миколог, основатель русской фитопатологии Артур Артурович Ячевский писал: «Все современные учебники и руководства по фитопатологии представляют лишь сборники прикладной микологии или прикладной энтомологии, будучи построены по схеме классификации грибов или насекомых... Надо надеяться, что новые взгляды возымеют некоторое действие над установившейся рутиной и что в дальнейшем изучению больного растения будет уделено такое же внимание, как в медицине ходу болезни».

В руководствах, изданных и после 1930 г., нет конкретного материала о значении эпифитий в экономике нашего социалистического хозяйства, нет глав о болезнях как процессах взаимодействия между паразитами и хозяином, протекающих в конкретных условиях места и времени, нет раздела о факторах, способствующих возникновению, развитию и затуханию эпифитий, нет четких данных о роли сорта в предупреждении их. Описательная микология и перевод того (не всегда лучшего), что имеется в иностранных учебниках, естественно, не вызывает у слушателей интереса к предмету, и большинство кончает высшую сельскохозяйственную школу, совершенно не представляя себе роли массовых заболеваний в экономике хозяйства. Отсюда и недооценка их роли, отсюда и селекция неустойчивых сортов и переброска их в очаги ржавчин. Как в деле предупреждения эпидемий и эпизоотий обязательно знание закономерностей, вызывающих их возникновение, развитие и затухание, понимание процессов, развертывающихся в больном организме, как нужны врачи-гигиенисты, санитарные, эпидемиологи, санитарное законодательство, так и в деле защиты растений от массовых заболеваний нужны школы, курсы, руководства, законодательство по вопросам предупреждения эпифитий и борьбы с ними. Это — conditio sine qua non. Чем раньше это будет усвоено, тем скорее урожаи основных культур перестанут колебаться в связи с эпифитиями и сделаются устойчивыми.

Условия среды как фактор, способствующий возникновению и развитию эпифитий или угасанию их

Инфекционная болезнь — это результат взаимодействия патогенного организма и растения хозяина — двух живых организмов с присущим им гено- и фенотипом.

Результат этого процесса, то развивающегося, то затихающего, определяется не только взаимодействием паразита и хозяина, но и постоянно меняющимися элементами той среды, в которой эти болезненные процессы разыгрываются. Часто при наличии обоих факторов, способствующих вспышке эпифитии,— стойкого вирулентного возбудителя болезни и неустойчивого к нему хозяина, она не проявляется потому, что условия среды являются неблагоприятными

для интенсивного размножения микроорганизма и оптимальными для быстрого роста и созревания хозяина. Только тогда, когда условия среды являются оптимальными для паразита, можно ждать сильной и длительной эпифитии. Среда может влиять и на возбудителя болезни и на хозяина, она может менять стойкость и вирулентность первого, как иммунитет или неустойчивость второго. Метеорологические условия (температура, влажность воздуха и почвы, обилие и частота рос и облачность), уровень агротехники, наличие или отсутствие правильного севооборота, степень насыщенности области данной культурой — все это может способствовать развитию эпифитий или задерживать их. Из условий, благоприятствующих интенсивному развитию ржавчин на Северном Кавказе, первым надо считать крайнее разнообразие макро- и микрорельефа, макро- и микроклимата. В любую зиму в одном или другом месте предгорий ржавчина может перезимовать. В условиях изрезанного рельефа рано выпавшие первые снега, обыкновенно тающие на открытых местах, часто сохраняются в затененных местах, в понижениях, на пахотных северных склонах. В таких местах снег задерживается, накопляется и служит покровом и защитой для пшениц от сильных морозов. Резкие колебания температур, частая смена заморозков и оттепелей зимой и ранней весной, естественно, менее резко отражаются на озими там, где снег раньше покрыл озимь и где он позже тает. Под покровом снега, при относительно мало сниженной температуре возможно сохранение ржавчин как в виде уредоспор, так и в состоянии уредомицелия. Здесь очаги ее могут сохраняться и стать источником инфекции для ближайших площадей, если последние заняты сортами неустойчивыми.

Короче—все это способствует сохранению заразы из года в год, в том или другом месте.

Вторым условием, способствующим частоте эпифитий, является распределение осадков во времени. На табл. 10 даны многолетние средние количества осадков за апрель — сентябрь месяцы.

Таблица 10

Среднее месячное количество осадков, в мм

Метстанции	IV	V	VI	VII	VIII	IX	За год
Ростов	34	43	62	56	31	31	470
Ворошиловск	57	74	103	82	43	59	646
Краснодар	53	44	57	60	33	67	649
Майкоп	53	76	81	66	50	60	655
Ессентуки	39	81	92	69	58	41	489
Орджоникидзе	74	141	154	126	80	67	821

Как видно, на всем Северном Кавказе от Ростова до Орджоникидзе в зоне достаточного и неустойчивого увлажнения наибольшее количество осадков выпадает в мае и июне. И в засушливых условиях Буденновска количество осадков в эти месяцы значительно. Так, средняя многолетняя осадков для мая — 47 мм, а для июня — 65 мм. Если считать, что перезимовавшие в предгорьях уредоспоры заносятся сюда южными и юго-западными ветрами в мае, они могут способствовать возникновению эпифитий в так называемой очень засушливой степи.

Так как дожди—не ливневые, количество дней с дождями значительно, а температуры в мае—июне в центральной и южной частях края невысокие, относительная влажность воздуха, в особенности ночью, благоприятна для массового прорастания уредоспор. На табл. 11 представлены средние месячные температуры за апрель—май—июнь по ряду сортоучастков.

Таблица 11

Среднемесячные температуры

Метстанции	IV	V	VI
Краснодар	10.6	16.7	20.4
Ворошиловск	6.9	13.5	17.6
Ессентуки	7.1	13.7	17.5

При таких температурах инкубационный период, в особенности в мае—июне, укорачивается, а это способствует быстрой смене поколений уредоспор.

Трудно дать за ряд лет детальные метеорологические данные для многих сортоучастков. Для примера на табл. 12 и 13 представлены эти данные для 1937 г. по двум сортоучасткам.

Таблица 12

Осадки, среднесуточная температура и относительная влажность воздуха в первой половине июня 1937 г.

(по данным Георгиевской метстанции)

Элементы погоды	Числа														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Осадки, в мм	4.9	0.3	1.2	0.0	0.4	2.7	7.3	10.8	0.9	7.2	—	5.0	0.1	—	5.6
Сред. суточн. температура	14.5	15.2	15.9	17.3	19.0	17.6	14.6	15.4	15.5	17.0	16.1	15.0	17.7	18.5	14.5
Сред. относ. влажность	83	80	86	70	72	76	63	63	75	80	86	88	86	73	79

Таблица 13

Осадки, среднесуточная температура и относительная влажность в первой половине июня 1937 г.

(по данным Ворошиловской селекстанции)

Элементы погоды	Числа										
	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Осадки, в мм	1.4	11.3	11.8	15.3	5.9	3.0	0.5	—	4.0	18.5	10.1
Ср. суточная температура	16.3	14.1	10.1	9.2	5.7	12.6	14.0	14.8	12.9	15.4	10.3
» » относ. влажность	66	69	92	98	90	83	85	78	87	85	97

Как видно, в первую половину июня в этих пунктах осадки выпадали почти ежедневно. В гуще растительности, благодаря этому, создались условия, оптимальные для прорастания спор. Температуры в 10—20° в течение большей части суток способствовали заражению и укорочению инкубационного периода. Эта сырая и нежаркая погода была устойчивой, благоприятствовала быстрой смене поколений и уредоспор, что содействовало созданию огромных запасов инфекции и интенсивному развитию эпифитии.

Нельзя не подчеркнуть значения еще одного элемента в распространении эпифитий.

Разбросанные, мелкие площади какой-нибудь разносортной культуры, перемежающиеся часто другими культурами, естественно, создают обстановку, неблагоприятную для быстрого распространения эпифитий на больших пространствах, и, наоборот, на огромных почти сплошных массивах односортной неустойчивой культуры, при перенасыщенности ею, эпифитии развиваются очень быстро, и значит, если раздробленное хозяйство капиталистических стран предъявляет к сорту требования устойчивости высеваемых сортов к массовым заболеваниям, тем обязательнее это требование к сортам, высеваемым на огромных массивах социалистических полей.

Задачей этой статьи было показать, что роль мертвой природы в возникновении и развитии эпифитий переоценивается, а роль хозяйствующего человека, создающего благоприятную обстановку для эпифитий, недооценивается. Тем настойчивее встает вопрос о системе мероприятий, предупреждающих массовые заболевания. Но и в этом вопросе должно «переоценить ценности». Бегло, например, уже указывалось на роль правильного отбора и подбора пар при гибридизации в стремлении создать устойчивые формы, на роль школы в подготовке кадров, ориентированных в вопросах защиты от эпифитий. Поскольку внимание концентрируется на инфекционных заболеваниях, встает вопрос о выявлении очагов массовых заболеваний, о роли их в распространении эпифитий. Большое значение имеет вопрос о подборе наиболее устойчивых сортов для этих очагов, как санитарного мероприятия, о специальном законодательстве, обязательности уничтожения промежуточных хозяев, своевременной ликвидации запасов заразы на соломе, в поле. Этим вопросам посвящается специальная статья.

Заключение

1. Изучение ряда эпифитий в течение 19-го и начала 20-го столетия показывает, что отдельные сорта, разновидности и виды культурных и диких растений почти нацело выпадали под влиянием массовых заболеваний. Так, например, большинство старых сортов картофеля выпало в результате эпифитий *Phytophthora infestans* в 1845 и в последующие годы в Западной Европе.

В США можно считать погибшим вид каштана под влиянием эпифитий *Endothia parasitica*. В нашем Союзе в десятках областей выкорчеваны сотни тысяч кустов крыжовника в результате эпифитий *Sphaerotheca mors uvae*.

2. В естественно-исторических областях со средой, благоприятной для возникновения и развития определенных инфекционных заболеваний, при наличии возбудителей их, естественный отбор действовал в направлении сохранения форм, устойчивых к этим массовым заболеваниям.

3. Особенно жестоким должен быть отбор на устойчивость к таким заболеваниям, возбудители которых способны заражать в течение всего вегетационного периода и снижать не только количество урожая, но и способность больных растений давать здоровое потомство: ржавчины злаков, блек-чаф, склероциния на подсолнечнике и др.

4. В областях с распределением во времени температур и осадков, благоприятным для массового развития ржавчин, в процессе естественного отбора и в результате бессознательного отбора примитивно хозяйствующего населения, должны были накопиться формы пшениц и других злаков, устойчивые к одной из ржавчин или к комбинации их.

5. Отрывочные описания местных южных пшениц в русской сельскохозяйственной литературе и более полная оценка их интродукторами и селекционерами американскими и английскими характеризуют многие из них, как устойчивые к одной или двум ржавчинам и как обладающие комплексом хозяйственно-ценных признаков. Эти старые пшеницы, их лучшие формы занимают и на сегодняшний день наибольшие площади в США и служат стандартами при оценке вновь получаемых сортов. Их иммунитет стремятся передать при гибридизации в целях получения наилучших сортов пшениц.

6. Если селекция английская и американская уже в начале 20-го столетия одной из своих основных задач ставила выделение или создание форм, устойчивых к ржавчине и головне, то русская селекция до 30-х годов шла по пути выделения форм высокоурожайных, засухоустойчивых, зимостойких, с экспортными качествами зерна, без учета их отношения к этим инфекционным заболеваниям.

7. Такая недооценка роли инфекционных заболеваний в снижении количества и качества урожая — результат крайней отсталости у нас преподавания науки о болезнях растений — фитопатологии. До последнего времени в ряде высших сельскохозяйственных школ или нет курса по фитопатологии, или этот курс подменяется курсом морфологии и систематики грибов. Это способствовало выработке у целого поколения селекционеров, семеноводов-агрономов и производственников пренебрежительного отношения к вопросу о роли эпифитий, к вопросу об иммунитете у растений. Отбор на устойчивость к ржавчине, головне не велся, выработанный веками иммунитет к заболеваниям у местных сортов недооценивался, закрепить его не было стремления. В результате этого на миллионах га высеваются селекционные сорта, неустойчивые к ржавчине, головне. Лучшие стандартные сорта: Цезиум 0111, Эритроспермум 341, Дюрабль, Украинка, Кооператорка, Гостианум 237 — чемпионы в отношении поражаемости этими заболеваниями.

8. В частности Северный Кавказ — всесоюзный центр насыщения озимыми пшеницами — особенно показателен в этом отношении. Так как естественно-исторические условия его (рельеф, климат) благоприятны для возникновения эпифитий ржавчин, здесь всегда был источник первичной инфекции.

В результате недооценки этого, в стремлении насытить этот край лучшими стандартными сортами сюда были заброшены и быстро размножены в огромном количестве сорта, к ржавчинам неустойчивые — Украинка, Кооператорка, Гостианум 237, чтобы заменить ими «беспородные» местные сорта.

9. Крайнее разнообразие макро- и микрорельефа, макро- и микроклимата на Северном Кавказе, снежный покров на озими в пони-

жениях рельефа всегда гарантировали возможность перезимовки ржавчины, сохранение первичных источников инфекции, если не в одном, то в другом месте.

10. Распределение осадков во времени, при котором наибольшее количество их на всем Сев. Кавказе выпадает в мае — июне — фаза начало колошения-молочная спелость, относительно высокие температуры в июне днем и обилие рос в эти месяцы способствовали массовому прорастанию спор, укорочению инкубационного периода и, как следствие этого, быстрой смене поколений уредоспор, способствовавшей интенсивности эпифитий.

11. Отсутствие правильных севооборотов, перенасыщенность Азово-Черноморского и Орджоникидзевского краев культурой озимой пшеницы, занимающей в отдельных районах до 60% посевной площади и больше, огромные сплошные массивы сильно поражаемых сортов создавали обстановку, благоприятствовавшую быстрому распространению заразы на больших пространствах и накоплению огромных ее запасов.

12. Все это вместе взятое повело к тому, что в последние годы (1932—1937) то в одних, то в других десятках районов Сев. Кавказа вспыхивают эпифитии ржавчин, недопустимо колеблющие количество и качество урожаев.

Лаборатория эволюционной
экологии растений.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
1. IV. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Артемов П. К., К вопросу о поражаемости сортов зерновых культур грибными болезнями, Социалистическое растениеводство, № 7, 1935.
[2] Вавилов Н. И., Иммунитет к инфекционным заболеваниям растений, 1918.
[3] Еремеев И. М., Озимая пшеница «Украинка 0246» Мироновской станции, 1928.
[4] Казиовский Л., Желтая ржавчина пшеницы по наблюдениям 1914 г.
[5] Коль А., Сортовая интродукция и ее ближайшие задачи, Селекция и семеноводство, № 12, 1937.
[6] Кравченко Ю. С., Ботаническое описание и агрономическая оценка оз. пшеницы Ставропольки 328, Труды Азово-Черноморского селекцентра, вып. 1, 1936.
[7] Кузьмичев С. В., Ржавчина хлебов в районах Северо-Кавказского края и меры борьбы с ней.
[8] Лукьяненко П. П., Ржавчино-устойчивые сорта озимой пшеницы, изд. 1937.
[9] Мечников И., Медицинская микробиология, т. 1, 1912.
[10] Мировой агроклиматический справочник, 1937.
[11] Районирование сортов зерновых культур ВИР, 1935.
[12] Савич-Строганова И. Н., «Дальневосточная банатка», Селекция и семеноводство, № 6, 1937.
[13] Сафронов, Пшеница, Энциклопедия Русского Сельского Хозяйства, 1903.
[14] Ячевский А. А., О значении селекции в деле борьбы с грибными болезнями культурных растений, 1911.
[15] Ячевский А. А., Справочник по болезням растений, 1930.
[16] Bamberg (R. H.), Black chaff disease of Wheat, J. of Agric. Res., 1936.
[17] Beyer W. M., Influence of Stripe rust on growth, water economy and yield of Wheat and Barley, J. of Agricult. Res., v. 54, № 5, 1936.
[18] Clark J. A. and John H. Martin, The hard red Winter Wheats, U. S. Departm. of Agric, Farmers Bull., № 1260.
[19] Clark J. A., The improvement of Wheat, Yearbook of Agriculture, 1936.
[20] Conners (I. L), Fifteenth Annual Report of the canadian Plant diseases survey 1935, Revue, v. XV, Part 10, 1936.
[21] Heald, Manual of plant diseases, 1933.
[22] Hotstein, Die Lehre der Epidemien, 1926.
[23] Humprey H. B., Hungerford C. W. and Johnson A. G., Stripe rust of cereals and grasses in the United States, Journal of Agric. Resear., v. XXIX, № 5, 1924.

[24] Murphy H. C., Effect of crown rust infection on yield and water requirement of oats, J. of Agric. Res., v. 50,15, 1935.
[25] Peltier (G. L.), Jount (M), Suneson (C. A.), The stem rust epidemic of 1935 in Nebrasca. Plant disease Reptr. Suppl., 1936.
[26] Winter wheat varieties, University of Minnesota Agr. Ext. Division, Special bullet., № 127, 1929.
[27] Woldron L. R. and Clark J. A., Kota a rust resisting variety of common spring Wheat, Journal of the American Soc. Agronomy, v. 11, № 5, 1919.

I. BEILIN. RECENT WHEAT RUST EPIDEMICS IN THE NORTH CAUCASUS AND THE FACTORS CONTRIBUTING TO THEIR OUTBREAK AND SPREAD

SUMMARY

1. A study of a number of epidemics of plant diseases during the 19-th and beginning of the 20-th centuries shows that certain varieties and species of wild and cultivated plants have become almost completely extinct as a result of such epidemics. For exemple most of the old varieties of potatoes disappeared as a result of epidemics of *Phytophthora infestans* in 1845 and the following years in Western Europe, in the United States the species *Castanea dentata* may be considered extinct as a result of epidemics of *Endothia parasitica*. In many regions of the Soviet Union hundreds of thousands of gooseberry bushes have had to be destroyed because of epidemics of *Sphaerotheca mors uvae*.

2. In regions where environmental conditions are favorable to the outbreak and spread of certain infectious diseases, and where the parasites causing these diseases have been present, natural selection has tended to preserve forms resistant to such diseases.

3. Especially harsh must have been selection for resistance to those diseases, the parasites causing which are able to infect the plants during the entire vegetative period and to lower not only the amount of the harvest but also the ability of the sick plants to produce healthy progeny: cereal rusts, black chaff, *Sclerotinia* on sunflowers, etc.

4. In regions where rainfall and warm temperatures occur at times favorable for the mass development of rusts there were accumulated, during the process of natural selection and as a result of unconscious selection by the primitive agricultural population, forms of wheat and other cereals resistant to one or several of the rusts.

5. Fragmentary descriptions of local southern wheats in Russian agricultural literature and the fuller evaluation of them by British and American plant breeders and plant-introduction specialists characterize many of them as resistant to one or two rusts and as possessing a combination of economically valuable characters. The best forms of these old wheats occupy to-day extensive areas in the United States, and serve as standards in evaluating new varieties. Attempts are being made to transfer their immunity by hybridization to new, improved varieties of wheat.

6. While British and American breeders at the beginning of this century set themselves as one of their chief tasks the creation of forms resistant to rust and smut (Biffen, Carleton, Bolley, McFadden, Hayes, Woldron), Russian breeders until the Thirties pursued the course of creating hardy, high-yielding, and drought-resistant forms with good export qualities of the grain, without taking into account their reaction to these infections diseases.

7. This underestimation of the rôle of infectious diseases in lowering the quantity and quality ot the harvest is the result of our extreme backwardness in teaching the science of plant diseases — phytopathology. Until very recently in a number of our higher agricultural institutions there was either no course at all in phytopathology or this course was simply a course in the morphology and taxonomy of fungi. This led to the creation in a whole generation of plant breeders, seed-growers, agronomists, and practical farmers of a tendency to neglect the problem of the rôle of epidemics, the problem of immunity in plants. Selection for resistance to rust and smut was not carried on, the immunity to diseases acquired by local varieties during the course of centuries was not sufficiently valued, and no efforts were made to strengthen this immunity. As a result, on millions of hectares there have been sown varieties susceptible to rust and smut. Our best standard varieties — Caesium 0111, Erythrospermum 341, Durable, Ukrainka, Kooperatorka, and Hostianum 237 — are champions as regards susceptibility to these diseases.

8. The North Caucasus, our chief winter wheat belt, illustrates our point particularly well. Since the conditions prevailing here (relief, climate) are favorable to the outbreak of rust epidemics, this has always been a region of primary infection. As a result of an underestimation of this fact in striving to introduce into this region the best standard varieties, there were sent here and rapidly reproduced on an extensive scale rustsusceptible varieties, such as Ukrainka, Kooperatorka, and Hostianum 237, in order to replace the local «scrub» varieties.

9. The great diversity of macro- and micro-relief and of macro- and micro-climate in the North Caucasus and the snow cover on winter sowings in the lower spots has always made it posible for the rusts to winter over and therefore for the primary sources of infection to be preserved if not in one place, then in another.

10. In the North Caucasus the distribution of rainfall during the year, concentrated chiefly in May and June at the time of the beginning of heading (the milk-ripe stage), the relatively high daytime temperature in June, and the abundant dew in these months facilitate the mass germination of spores, a shortening of the incubation period, and, as a result, a rapid alternation of generations of the uredospores. All this has contributed to the intensity of the rust epidemics in this region.

11. The absence of correct crop rotations, the overcrowding of the Azov-Black Sea and Ordzhonikidze Regions with sowings of winter wheat, occupying in some districts as much as 60 per cent of the cultivated area or even more, and the very extensive area sown to highly susceptible varieties has created a situation favoring the rapid spread of infection over great areas and the accumulation of immense sources of infection.

12 All this taken together has resulted in recent years (1932—1937) in the outbreak of rust epidemics — now in certain sections of the North Caucasus, now in other sections — lowering the quantity and the quality of the harvests to an impermissible degree.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. Л. БЕЛЬГОВСКИЙ

ВЛИЯНИЕ ИНЕРТНЫХ РАЙОНОВ ХРОМОСОМ НА ЧАСТОТУ И ХАРАКТЕР ИЗМЕНЕНИЙ В СОСЕДНИХ С НИМИ АКТИВНЫХ УЧАСТКАХ

(*Представлено академиком УАН* А. А. Сапегиным)

В настоящей работе исследуется вопрос о зависимости частоты и характера изменений в определенных, ограниченных участках хромосом от положения этих участков в системе, в частности от близости их к так называемым инертным или гетерохроматическим районам, а также о возможности «простых разрывов» в этих последних. Попытка получения простых разрывов в инертном районе хромосомы, имеющем аналогичное строение с той, в которой такие разрывы постулировались, дала отрицательный результат. Изучение общей частоты изменений и относительной частоты нелетальных, летальных и вызывающих мозаичность мутаций генов *yellow* и *forked* в хромосомах, где эти гены удалены от инертных районов, и в хромосомах, где они к последним приближены, показало, что приближение инертного района оказывает сходное действие на частоту и характер изменений обоих изученных генов. В обоих случаях приближение соответствующего гена к инертному району влечет за собой повышение частоты его изменений, причем это повышение идет за счет летальных мутаций и мутаций, вызывающих мозаичность. В работе рассмотрены четыре возможные объяснения этого явления: 1) утеря конца хромосомы в результате «простого разрыва» в инертном районе, 2) утеря приближенных к инертным районам генов в результате нехваток, 3) повышение мутабильности приближенных к инертным районам генов и 4) повышение частоты всевозможных типов мелких перестроек вблизи инертных районов. На основании данных настоящей работы, а также данных других авторов сделан вывод, что наблюдаемое повышение мутабильности и изменение направления мутаций являются результатом повышения частоты мелких перестроек в соседних с инертными районами участках хромосом. В работе обсуждается вопрос о тождественности механизма изменений, происходящих в приближенных к инертным районам участках хромосом, и механизма приводящих к мозаичности изменений, происходящих в соматических клетках. Приведены некоторые экспериментальные данные, имеющие отношение к этому вопросу, и сделан вывод, что объяснения мозаичности следует, повидимому, искать не в изменениях структуры хромосом или генов в некоторых соматических клетках, а в изменении силы действия генов.

Проблема

В 1932 г. Меллер и Пайнтер (Muller and Painter, 1932) установили, что все известные гены *X*-хромосомы *Drosophila melanogaster*, за исключением гена *bobbed*, имеющего аллеломорф в *Y*-хромосоме, лежат в дистальной ее половине, проксимальная же половина генетически почти пуста. Одновременно было показано, что кроссинговер в этой части *X*-хромосомы совершенно или почти отсутствует, и гиперплоидия по ней заметного влияния на признаки организма не оказывает. Поэтому проксимальная часть *X*-хромосомы была наз-

вана «инертной». Ввиду того, что относительная частота происходящих под влиянием *X*-лучей разрывов в проксимальной части *X*-хромосомы, во всяком случае, не меньше, чем в других ее частях, Меллер и Пайнтер предположили, что хромонема генетически инертного района *X*-хромосомы не короче хромонемы активной ее части и «инертность» этого района зависит не от меньшего числа, а от особых свойств локализованных в нем генов. В дальнейшем было показано (Kaufmann, 1933; Prokofyeva, 1934, 1935; Heitz, 1934), что при определенной цитологической обработке инертные и активные районы *X*-хромосомы красятся различно и также дифференциально красятся проксимальные и дистальные районы аутосом. Отсюда был сделан вывод, что инертный район имеется не в одной лишь *X*-хромосоме, но что такие же районы расположены и у точек прикрепления нитей веретена всех остальных хромосом. В связи с этим вопрос о свойствах и функции инертных районов приобрел особую важность.

Изучение хромосом *Drosophila melanogaster* на стадии «перманентной профазы» в ядрах клеток слюнных желез показало, что как *Y*-хромосома, так и инертный район *X*-хромосомы представлены на этой стадии очень коротенькими отрезками хромонемы (Меллер и Прокофьева, 1935; Прокофьева-Бельговская, 1935), и тем самым первое предположение Меллера и Пайнтера о длине хромонемы инертного района *X*-хромосомы было опровергнуто. В связи с этим, а также на основании рассмотрения ряда данных относительно длины делетированных и инвертированных *X*-хромосом дрозофилы Меллер и Гершензон (Muller and Gershenson, 1935; Muller, Raffel, Gershenson and Prokofyeva-Belgovskaya, 1936) предположили, что инертный район *X*-хромосомы состоит из сравнительно небольшого числа генов, непропорционально же большие его размеры в метафазе зависят от того, что некоторые из этих генов на данной стадии «представлены относительно большим количеством хромосомного материала». При этом следовало, конечно, допустить относительно повышенную способность инертных районов к разрывам.

Кроме того до последнего времени можно было предполагать, что в отношении разрывов инертные районы обладают и еще одной особенностью. Изучение различных типов хромосомных перестроек у дрозофилы показало, что среди всевозможных типов аберраций, возникающих под действием *X*-лучей, совершенно отсутствуют такие, которые содержали бы хромосомы, потерявшие в результате разрыва в «активном» районе свой дистальный конец, если только он не заменен дистальным концом другой хромосомы. Отсюда был сделан вывод, что такие хромосомы либо, в силу определенного механизма возникновения хромосомных перестроек, не образуются, либо если образуются, то оказываются нежизнеспособными. Однако инертные районы, казалось, представляют собою исключение из этого правила, ибо в хромосоме *scute*[8], в которой в результате большой инверсии дистальный конец оказался отделенным от остальных частей хромосомы инертным районом, происходят изменения, проще всего объяснявшиеся утерей этого конца в результате разрыва в инертном районе. Если бы это объяснение было правильным, то это значило бы, что гены «инертных» районов в противоположность генам районов «активных» обладают способностью становиться в результате разрывов концевыми, т. е. из биполярных, соединенных обоими своими концами с другими генами, могут становиться униполярными.

Наряду с этим инертные районы играют особую роль в возникно-

вении мозаицизма. Как было показано работами с дрозофилой (Schultz, 1936), мозаичное проявление данного признака бывает вызвано приближением одного из контролирующих его генов к инертному району. Причины беспорядочной изменчивости проявления гена в подобных случаях нам неизвестны, но связь самого явления с инертными районами несомненна, и для ее объяснения был выдвинут ряд гипотез, связывавших наблюдаемый эффект с разломами в местах «нестойкого» присоединения одних частей хромосом к другим (Patterson, 1932; Нуждин, 1935), перекрестом (Stern, 1935; Schultz, 1936), повышением мутабильности приближенных к инертному району генов или повышением частоты мелких перестроек в соседних районах хромосом (Сидоров, 1936). Ни одна из этих гипотез не может, однако, считаться доказанной, и следовательно, недоказанным же остается и положение, что инертные районы могут влиять на соседние с ними участки хромосом, не только изменяя в порядке эффекта положения действие локализованных в них генов в развитии, но способствуя также и изменениям структуры этих генов или целых участков хромосом. Указания на существование подобного влияния в соматических клетках позволяют поставить тот же вопрос и в отношении клеток генеративных.

Таким образом предполагаемые особенности инертных районов в отношении структуры их генов и их роли как факторов генотипической изменчивости заключаются, во-первых, в гипотетической способности их локусов становиться концевыми и, во-вторых, в опять-таки гипотетическом влиянии их на частоту изменений соседних с ними генов или участков хромосом. Задачей настоящей работы и было выяснение вопроса о том, действительно ли инертные районы обладают подобными свойствами.

Материал

В качестве материала для исследования послужили линии *scute*^{8} и *Bar*^{M2} *Drosophila melanogaster*. В первой из этих линий *X*-хромосома имеет большую инверсию, левый разрыв которой прошел между генами *achaete* и *scute*, правый же — в инертном районе, правее гена *bobbed* (Серебровский и Камшилов, не опубликовано; Гершензон, 1933; Patterson and Stone, 1935). В линии *Bar*^{M2} *X*-хромосома также имеет инверсию, правый разрыв которой прошел правее bobbed, однако левый разрыв здесь находится значительно правее, чем в первом случае, а именно, между генами *forked* и *Bar* (Прокофьева-Бельговская, не опубликовано). Таким образом в обеих этих линиях активный район *X*-хромосомы разбит на две части, разделенные инертным участком, несущим локус *bobbed*. В хромосоме *sc*^{8}, левее дистального инертного участка, находится очень небольшой кусочек хромосомы, в котором известны лишь четыре мутантных гена: *lethal-JI*, *chlorotic*, *yellow* и *achaete*, в хромосоме же *B*^{M2} левее дистального инертного участка лежит громадное большинство всех активных генов этой хромосомы. Как было уже отмечено, ряд изменений, происходящих в хромосоме *sc*^{8}, может быть объяснен отрывом концевого активного участка этой хромосомы. Изменения эти возникают как под влиянием рентгеновских лучей, так и спонтанно в генеративных клетках мух линий *sc*^{8} и заключаются в одновременном «мутировании» генов *y* и *ac*, а иногда также и *bb*, причем эти «мутации» в большинстве случаев бывают летальными (Patterson, 1933; Нуждин, 1935; Сидоров, 1936). В соматических же клетках происходят какие-то изменения, благодаря которым как гомо-, так и

гетерозиготные по хромосоме sc^8 мухи проявляют мозаичность одновременно по признакам *yellow* и *achaete* (Сидоров, 1934; Нуждин, 1935).

Однако и те и другие изменения могут быть объяснены и в том случае, если гены инертных районов не отличаются от генов активных в отношении способности становиться концевыми. Для этого нужно лишь предположить, что в хромосоме sc^8 возникают нехватки, при которых правый разрыв проходит в дистальном активном участке, левый же — левее гена *y*. Наличие второго, дистального, разрыва в опытах, при которых получались эти «мутации», установить было невозможно ввиду отсутствия контролировавшихся генов левее *y*.

Иные результаты могла бы дать хромосома B^{M2}. Если бы в дистальном инертном участке этой хромосомы происходили разрывы, не сопровождающиеся разрывами где-нибудь левее, то весь левый конец хромосомы должен был бы теряться, а если бы более дистальные разрывы имели место, то в значительном большинстве случаев они должны были бы проходить правее гена *y* и, следовательно, были бы обнаружимы. Поэтому значительная частота случаев видимой утери левого активного участка в хромосоме B^{M2}, сравнимая с частотой «простых разрывов» в хромосоме sc^8, могла бы служить указанием на существование «простых разрывов» в инертных районах вообще, редкость же подобных случаев показала бы, что простые разрывы в инертных районах не происходят или приводят к нежизнеспособности клетки и, следовательно, что гены «инертных районов» столь же мало способны становиться концевыми, как и гены активных районов.

Если бы было показано, что простые разрывы в инертном районе не наблюдаются, то случаи видимой утери левого конца хромосомы sc^8 можно было бы объяснить маленькими нехватками в районе, непосредственно прилегающем к дистальному инертному участку. Сравнительно высокая частота подобных нехваток должна была бы зависеть от соседства инертного участка, попавшего на дистальный конец хромосомы благодаря инверсии, ибо в нормальной хромосоме частота нехваток в этом районе, повидимому, не выше, чем в других. Подобное повышение частоты нехваток вблизи инертного района стояло бы в согласии с некоторыми из возможных объяснений мозаичности. Если это так, то в хромосоме B^{M2} соседство инертного района должно было бы повышать частоту нехваток ближайших к нему активных генов, и следовательно, в этом случае мы должны были бы иметь повышенную частоту возникновения летальных мутаций *forked*, ибо, как уже отмечалось, в этой хромосоме разрыв прошел между генами *f* и *B*, и следовательно, ген *f* оказался очень близко к разрыву. Таким образом для ответа на поставленные выше вопросы о способности генов инертного района становиться концевыми и о влиянии инертных районов на частоту изменений соседних с ними активных участков, нужно было, во-первых, попытаться получить простые разрывы в хромосоме B^{M2} (или какой-либо другой, имеющей сходное строение) и, во-вторых, сравнить частоту летальных мутаций гена *f* в этой хромосоме и в какой-либо другой, в которой он занимал бы свое нормальное положение.

Попытка получения простых разрывов в хромосоме Bar^{M2}

Для получения простых разрывов в хромосоме B^{M2} самцы B^{M2} облучались дозами в 4000 *r*, 5000 *r* и 6000 *r* и скрещивались с сам-

ками гомозиготными по генам *sc v f car*. В случае простого разрыва хромосомы B^{M2} в дистальном инертном участке, яйцо, оплодотворенное спермием с разорванной хромосомой, должно было дать самца *XO*, гиперплоидного по генам правого конца *X*-хромосомы до локуса *B* включительно. Такой самец должен был бы проявить признаки *scute*, *vermilion* и *forked* и быть бесплодным. В потомстве самцов, облученных дозой в 4000 *r*, было просмотрено 13 112 самцов, в потомстве облученных дозой в 5000 *r* — 1769 самцов и в потомстве облученных дозой в 6000 *r* — 950 самцов, т. е. в общей сложности 15 831 самец. Ни одного случая простого разрыва среди них найдено не было.

Сравнение частоты и характера мутаций *y* и *f* в хромосомах Bar^{M2} и $scute^{8}$

Предварительные данные по вопросу о частоте мутаций *forked* в хромосоме B^{M2} и о проценте среди них леталей были получены при просмотре самок F_1 в вышеописанных опытах по получению простых разрывов. Всего в них было просмотрено 18 858 самок гетерозиготных по облученной хромосоме B^{M2} и хромосоме *sc v f car* и найдено 10 мутаций *forked*. Две из них оказались ненаследственными (повидимому, это были случаи мутаций, происшедших в расщепленной хромосоме сперматозоида), три не удалось проанализировать, из остальных же пяти две оказались летальными и три—жизнеспособными.

В дальнейшем были поставлены опыты по параллельному изучению частоты и характера мутации *f* в хромосомах B^{M2} и sc^{8}. Хромосома sc^{8} была использована по той причине, что, служа в отношении локуса *f* контролем для хромосомы B^{M2}, она в то же время давала возможность проводить сравнение частоты мутаций локуса *y*, находящегося в ней в положении, аналогичном положению гена *f* в хромосоме B^{M2}. Самцы, несущие хромосомы B^{M2} и sc^{8}, облучались одновременно дозой в 4000 *r* и скрещивались с самками гомозиготными по генам *y* и *f*. В первых 16 опытах использовались самцы B^{M2} и sc^{8} *B* w^{a} и самки *y cv v f*, в последних 15 — самцы sc^{6} B^{M2} и $sc^{8}B$ и самки $\frac{y\ psc^{13}\ n\ w}{y}\ \frac{v\ g\ f}{w\ lzs\ \delta 49\ f}$. Среди самок F_1 отбирались мутации *y* и *f* и анализировались далее для выяснения вопроса об их летальности.

Наряду с мутациями, проявляющимися на всем теле мухи или на определенных его областях, были найдены также и мутации, вызывающие спонтанную мозаичность. Мухи мозаичные по *yellow* имеют смесь желтых и черных щетинок, мухи мозаичные по *forked* — смесь щетинок *forked* и нормальных. Кроме того мозаицизм часто выражается также и в окраске брюшка. Последние тергиты брюшка самцов, нормально окрашенные в черный цвет, у мозаичных мух выглядят пятнистыми, имея на темносером фоне черные пятна. Некоторые мозаичные аллели *f* вызывают у самцов лишь слабую редукцию некоторых щетинок, а иногда и вовсе не обнаруживают никакого эффекта, у самок же, гетерозиготных по данному мозаичному и какому-нибудь другому аллелю *f*, мозаичность проявляется совершенно ясно. Детальным выяснением природы этих изменений мы в настоящей работе не занимались и приведем лишь данные, показывающие сравнительную частоту их появления в хромосомах sc^{8} и B^{M2}.

Мутации, затрагивавшие при своем появлении лишь часть тела мухи (половину или больше), считались нами за мутации, происшедшие в расщепленной хромосоме, и учитывались как $^1/_2$. Если в действительности подобные случаи являются результатом последействия облучения (Нейгауз, 1934, 1935), то их, вероятно, следовало бы считать за полные мутации, и тогда статистическая достоверность наших результатов несколько увеличилась бы. Учитывая их как половинные, мы, таким образом, во всяком случае не преувеличиваем достоверности наших выводов.

Всего было проведено 31 облучение самцов sc^8 и B^{M2}. Полученные результаты сведены в табл. 1.

Таблица 1

Мутации *y* и *f* в хромосомах sc^8 и B^{M2}
y and *f* mutations in $scute^8$ and Bar^{M2} chromosomes

№ опыта Number of the experiment	Хромосома *scute*^{8} *Scute*^{8} chromosome			Хромосома Bar^{M2} B^{M2} chromosome		
	число ♀ F_1 number of F_1 ♀	число мутаций *yellow* number of *yellow* mutations	число мутаций *forked* number of *forked* mutations	число ♀ F_1 number of F_1 ♀	число мутаций *yellow* number of *yellow* mutations	число мутаций *forked* number of *forked* mutations
1	4 082	9	2	853	0	1
2	1 105	7	1	5 251	2½	3
3	2 608	3	0	7 223	0	1
4	7 020	21½	5 + 1?	7 244	3	8½
5	8 042	19	3	10 423	2	5
6	9 484	10	1	6 221	1	2
7	7 017	8½	2	10 719	4	3
8	4 712	9½	3	5 263	4	2
9	6 506	13	3	6 496	2	6 + 1?
10	4 606	14½	1 + 1?	4 674	1	2½
11	6 529	17½	4	6 504	1	4
12	2 268	2	0	2 285	2	2
13	4 318	8	2	4 301	1	2
14	5 063	9½	4	5 061	1	5½
15	1 436	3	0	1 611	1	3
16	2 077	5	1	2 066	1	1
17	636	2	0	304	0	1
18	657	2	0	668	0	0
19	1 017	0	1	1 015	1	1
20	1 457	3	0	1 376	1	1
21	967	4	0	1 002	0	0
22	1 166	4	0	1 232	0	1½
23	1 077	3	0	1 520	0	1
24	1 579	2	1	1 525	1	0
25	1 159	2	1	1 191	0	0
26	1 120	0	½	1 190	0	1
27	1 867	3½	0	1 821	0	0
28	1 411	2	0	1 493	0	0
29	1 737	6	0	1 700	0	1
30	2 122	1	1	2 113	0	0
31	1 794	3	1	1 728	0	0
Всего Total	96 721	197½	37½ + 2?	106 223	26½	59 + 1?

В этой таблице в серии *scute*^{8} вопросительными знаками отмечены две самки, у которых одновременно проявились признаки *vermilion* и *forked* и исчез признак *Bar*. Кроме того они имели грубые глаза и нарушенное жилкование крыльев и таким образом повидимому несли облученные хромосомы с какими-то грубыми аберрациями, возможно, не связанными непосредственно с районом *forked*. Они не дали потомков, содержавших облученную хромосому, и проанализировать их таким образом не удалось. У отмеченной вопросительным знаком самки из серии Bar^{M2} были изменены лишь постскутеллярные щетинки и также было нарушено жилкование крыльев. Поскольку ее не удалось проанализировать, то возможно, что она представляла собой результат какой-то доминантной мутации или хромосомной аберрации.

Поскольку в большинстве опытов в сериях sc^8 и B^{M2} в F_1 было просмотрено почти в точности одинаковое число мух, поскольку все облучения проводились на одном рентгеновском аппарате, при одной и той же дозе и, наконец, поскольку в опытах, в которых числа просмотренных мух в различных сериях были неравны (например, № 1, 2, 3, 5, 6 и 7), отношение частот мутаций f в хромосомах sc^8 и B^{M2} заметно не отличалось от отношения, полученного во всех опытах, взятых вместе, то мы сочли возможным просто суммировать результаты всех опытов, не применяя взвешивания.

В табл. 2 приведены суммарные данные по общей частоте мутаций y и f в хромосомах sc^8 и B^{M2} и частоте летальных и нелетальных их изменений. Поскольку не все найденные мутации были проанализированы, то частота летальных и нелетальных изменений вычислялась не по отношению к общему числу самок F_1, а по отношению к проценту от этого числа, равному проценту проанализированных в соответствующей серии мутаций данного гена. Таким образом частота летальных и нелетальных мутаций y в хромосоме sc^8 вычислялась на основании 37 238 мух, а в хромосоме B^{M2} — на основании 46 207 мух. Частота летальных и нелетальных мутаций f в хромосоме sc^8 вычислялась на основании 54 164 мух, в хромосоме же B^{M2} — на основании 64 796.

Как видно из табл. 2, общая частота мутаций y в хромосоме sc^8 превышает таковую в хромосоме B^{M2} в 9.6 раза, частота нелетальных мутаций y — в 1.5 раза и частота летальных мутаций y — в 40.5 раза. Отношения разниц между соответствующими частотами к своим средним ошибкам, вычисленным по обычной формуле средней ошибки разницы между малыми частотами $\left(\sqrt{\frac{a+b}{n_1 n_2}}\right.$, где a — число мутаций в первой серии, b — число мутаций во второй серии, n_1 и n_2 — соответственно общее число мух в этих сериях), во всех этих случаях равны соответственно 15.3; 0.9 и 8.6. Следовательно, разница в общей частоте мутаций y и в частоте летальных мутаций этого локуса вполне достоверна, тогда как различие в частоте нелетальных мутаций y явно недостоверно. Нужно отметить, что в последних двух случаях вычисленные нами ошибки разниц немного преуменьшены, так как при их вычислении не была учтена ошибка случайной выборки, привносимая разделением общего числа просмотренных мух F_1 пропорционально числу анализированных и неанализированных мутаций (т. е. использованием в качестве n лишь 38.5% просмотренных мух в серии sc^8 и 43.5% мух в серии B^{M2}). Однако эта маленькая неточность не может изменить общего вывода. Это же замечание

Частота мутаций *y* и *f*

Frequency of *y* and *f* mutations

Хромосома Chromosome	Число ♀ F_1 Number of F_1 ♀	Число ♀ *y* Number of *y* ♀	% ♀ *y* % of *y* ♀	Число анализированн. ♀ *y* Number of analized *y* ♀	% анализированн. ♀ *y* % of analized *y* ♀	Число нелеталь. *y* Number of non-lethal *y*	% нелеталь. *y* % of non-lethal *y*	Число летальных *y* Number of lethal *y*
sc^8 . .	96 721	197½	0.241	76	38.5	11	0.0304	65
B^{M2} . .	106 223	26½	0.025	11½	43.5	9½	0.0206	2

относится и к приводимому ниже сравнению частоты нелетальных и летальных мутаций *f*.

В отношении мутаций *f* картина получается обратная, хотя и не столь яркая. Общая частота этих мутаций в хромосоме B^{M2} превышает частоту их в хромосоме sc^8 в 1.4 раза, частота нелетальных мутаций *f* — в 1.2 раза и частота летальных мутаций *f* — в 2.0 раза. Отношения разниц между частотами к своим средним ошибкам, вычисленным по той же формуле, что и в предыдущем случае, оказываются соответственно равными 2.25; 0.54 и 1.49. Следовательно, как и в случае мутаций *y*, разница в частоте нелетальных мутаций совершенно недостоверна. Недостоверна также и разница в частоте

Процент различных аллелей $sc^{ute\,8}$ и

Percent of different *y* and

Хромосома Chromosome	Общее число аллелей *y* Total number of *y* allels	Число нелет. аллелей *y* Number of non-lethal *y* allels	% нелетальных аллелей *y* % of non-lethal *y* allels	Число нелет. мозаичн. аллелей *y* Number of non-lethal mosaic *y* allels	% мозаичн. аллелей *y* от числа нелет. % of mosaic *y* allels among the non-lethal ones	Число летальных аллелей *y* Number of lethal *y* allels
sc^8	128	17	13.3 ± 3.00	5	29.4 ± 11.05	111
B^{M2}	12	10	83.0 ± 10.77	1	10.0 ± 9.49	2

Таблица 2

в хромосомах sc^8 и B^{M2}

in sc^8 and B^{M2} chromosomes

% летальных y % of lethal y	Число ♀ f Number of f ♀	% ♀ f % of f ♀	Число анализирован. ♀ f Number of analized f ♀	% анализирован. ♀ f % of analized f ♀	Число нелетальных f Number of non-lethal f	% нелетальных f % of non-lethal f	Число летальных f Number of lethal f	% летальных f % of lethal f
0.1745	37½	0.0388	21	56.0	15	0.0277	6	0.0111
0.0043	59	0.0556	36	61.0	21½	0.0332	14½	0.0224

летальных мутаций. Что же касается общей частоты мутаций f, то вероятность случайного получения таких результатов весьма невелика и равна лишь 1/40.

Для сравнения характера мутаций, затрагивающих локусы y и f в хромосомах sc^8 и B^{M2}, можно использовать также и мутации, полученные в этих хромосомах при неодновременно проводившихся облучениях и потому невключенные в табл. 2, на основании которой мы сравнивали частоту мутаций. В табл. 3 сведены данные по всем проанализированным мутациям y и f, независимо от того, в каких экспериментах они были получены. Процент мозаичных изменений y указан лишь для нелетальных аллелей, так как летальные балан-

Таблица 3

y и f в хромосомах

Bar^{M2}

f allels in sc^8 and B^{M2} chromosomes

% летальных аллелей y % of lethal y allels	Общее число аллелей f Total number of f allels	Число нелетальных аллелей f Number of non-lethal f allels	% нелетальных аллелей f % of non-lethal f allels	Число летальных аллелей f Number of lethal f allels	% летальных аллелей f % of lethal f allels	Число мозаичн. аллелей f Number of mosaic f allels	% мозаичных аллелей f % of mosaic f allels
86.7 ± 3.00	28	21	75.0 ± 8.19	7	25.0 ± 8.19	1	3.57 ± 3.51
16.7 ± 10.77	43	26	60.5 ± 7.46	17	39.5 ± 7.46	9	20.93 ± 6.20

сировались на хромосому $w\,lz^s\,f\,\delta 49$, и следовательно, ген y в дальнейших поколениях в этих случаях не проявлялся. Судить же о наличии или отсутствии мозаичности по одной исходной самке несколько рискованно.

Эта таблица показывает то же повышение процента летальных изменений локусов, приближенных к инертным районам, которое видно и из табл. 2. Кроме того из нее видно, что это явление имеет место также и в отношении частоты мозаичных изменений. Повышение совершенно достоверно для локуса y и хорошо обосновано для процента мозаичных изменений локуса f (вероятность случайного получения подобного результата равна в последнем случае 1/66). Достоверность разницы в проценте летальных изменений локуса f, как менее резкой, имеющимися числами не доказывается, однако тот факт, что наблюдаемое повышение процента летальных изменений этого гена в хромосоме B^{M2} оказывается параллельным повышению процента летальных изменений y в хромосоме sc^8, где приближен к инертному району ген y, позволяет предположить, что и в данном случае наблюдаемое повышение частоты летальных мутаций не случайно, но является следствием изменения структуры хромосомы в районе локуса f. Зависимость повышения частоты мозаичных изменений локусов, приближенных к инертному району, доказывается не только высоким процентом мозаичных изменений локуса f в хромосоме B^{M2}, но и высоким процентом мозаичных изменений среди нелетальных аллелей y, возникших в хромосоме sc^8. В хромосоме B^{M2} мозаичная мутация y была найдена лишь одна и к тому же она оказалась связанной с длинной инверсией в X-хромосоме, сходной с инверсией sc^8. Таким образом и здесь мозаичность явилась, повидимому, результатом приближения к гену y инертного района.

Сравнение частоты мутаций y в хромосомах sc^8 и sc^{SI}

Желая получить дополнительное доказательство того, что повышенная частота изменений локуса y в хромосоме sc^8 и локуса f в хромосоме B^{M2} является действительно результатом приближения этих локусов к инертному району, а не каких-то иных особенностей этих хромосом, мы решили провести небольшой опыт еще с какой-либо другой хромосомой, в которой один из этих районов находился бы в аналогичном положении. В качестве такой хромосомы нами была взята хромосома $sc^{SI}LBsc^4R$, т. е. хромосома, имеющая левый конец инверсии sc^{SI} и правый конец инверсии sc^4. В инверсии sc^{SI} левый разрыв прошел у гена sc, правый же — правее гена bb (Прокофьева-Бельговская, в печати). Таким образом ген y здесь также приближен к инертному району.

Было проведено два опыта, в которых параллельно облучались самцы $sc^8\,B\,w^a$ и $sc^{SI}\,L\,B\,sc^4R$ и скрещивались с $y\;cv\;v\;f$ самками. Полученные результаты представлены на табл. 4.

Как видно из этой таблицы, частота мутаций y в хромосоме $sc^{SI}L\,sc^4R$ оказалась если и несколько ниже, чем в хромосоме sc^8, то во всяком случае того же порядка, как и в этой последней, и, конечно, значительно выше, чем в нормальной хромосоме.

Этим подтверждается, что повышение частоты «мутаций» гена, приближенного к инертному району, является общим правилом.

Таблица 4

Сравнение частоты мутаций *yellow* в хромосомах *scute*^{8} и *scute*^{SI}
Comparison of the frequency of *yellow* mutations in *scute*^{8} and *scute*^{SI} chromosomes

№ опыта Number of the exper.-ment	Хромосома *scute*^{8} Chromosome *scute*^{8}			Хромосома *sc*^{SI} *L sc*^{4} *R* Chromosome *sc*^{SI} *L sc*^{4} *R*		
	число ♀ F_1 Number of F_1 ♀	число ♀ *y* Number of *y* ♀	% ♀ *y* % of *y* ♀	число ♀ F_1 Number of F_1 ♀	число ♀ *y* Number of *y* ♀	% *y* ♀ % of *y* ♀
1	1 907	12½	0.655	1 788	3	0.168
2	2 586	10	0.399	2 889	8	0.277

Обсуждение

Какие же выводы о механизме генетических изменений вблизи инертных районов можно сделать из полученных данных? Как мы уже говорили, частое появление одновременных мутаций *y* и *ac* в хромосоме *sc*^{8} заставило предположить утерю этих генов данной хромосомой в результате отрыва ее конца или выпадения небольших ее участков, содержащих нормальные аллели генов *y* и *ac*.

Сидоровым (1936) была высказана третья гипотеза, предполагающая повышение мутабильности генов, прилежащих к точке разрыва в хромосоме, или увеличение частоты мелких перестроек в этих районах. Он полагает, что эти же причины ответственны и за наличие мозаичности в линии *sc*^{8}.

Предположение об отрыве всего конца хромосомы *sc*^{8} должно, повидимому, быть окончательно оставлено по многим причинам. Прежде всего уже Сидоров в цитированной выше работе считает его несостоятельным на том основании, что, во-первых, проявление гена *ac* в различных случаях «простых разрывов» оказывается различным, чего не должно было быть, если бы нормальный аллель гена *ac* просто терялся (таким образом это возражение относится и к гипотезе нехваток), во-вторых, в хромосоме *sc*^{8} возникают довольно часто и нелетальные мутации *y ac*, неидентичность которых доказывается как различием вызываемых ими фенотипических эффектов, так и различным их влиянием на жизнеспособность, и, наконец, в-третьих, процент летальных мутаций гена *y* в хромосоме *sc*^{8}, по мнению Сидорова, не выше, чем в нормальной хромосоме, в доказательство чего он ссылается на данные Паттерсона (1937). Наряду с этим гипотеза отрыва явно не может служить универсальным объяснением случаев мозаичности хотя бы потому, что для объяснения появления желтых щетинок в линии y^{3P}, где ген *y* лежит близ нити веретена, согласно этой гипотезе пришлось бы предположить практически полную утерю обеих *X*-хромосом у самок и единственной *X*-хромосомы у самцов, что повело бы, конечно, к гибели соответствующих клеток. Не годится это предположение также и как универсальное объяснение изменений, прилежащих к инертным районам генов в генеративных клетках, поскольку в этом случае найденная нами повышенная частота мутаций *f* в хромосоме B^{M2} должна была бы зависеть от простых разрывов в дистальном инертном участке этой хромосомы, таковые же на довольно значительном материале обнаружены не

были. Самый же факт параллелизма в изменчивости локуса *y* в хромосоме sc^8 и локуса *f* в хромосоме B^{M2} говорит за то, что и причины изменений в этих случаях должны быть сходными. Наконец, цитологическое исследование случаев «простых разрывов», проведенное Прокофьевой-Бельговской (в печати), также не обнаружило утери конца хромосомы.

Решая в отрицательном смысле вопрос о «простых разрывах» в хромосоме sc^8, совокупность этих данных отвечает в то же время и на поставленный в начале работы вопрос о способности генов инертных районов становиться концевыми, об их потенциальной униполярности. Поскольку генетические изменения вблизи инертных районов гипотезой «простых разрывов» не объясняются, то никаких данных в пользу допущения потенциальной униполярности генов инертных районов у нас не остается, и, следовательно, нужно признать, что принципиальной разницы между генами инертных и активных районов в этом отношении нет. Подобный вывод находится в согласии и с цитологическими данными, говорящими о принципиальном сходстве в строении инертных и активных районов (Прокофьева-Бельговская, 1937).

На основании вышеизложенных данных, противоречащих гипотезе «простых разрывов», Сидоров считает неудовлетворительной также и гипотезу нехваток. Мы совершенно согласны с тем, что различия в фенотипическом эффекте различных мутаций *y ac* говорят против гипотезы нехваток и что, следовательно, во всяком случае не все мутации *y ac* в хромосоме sc^8 зависят от последних. То же можно сказать и в отношении локуса *f*, ибо и здесь летальные мутации бывают связаны с различным фенотипическим эффектом. Можно указать на то, что одни из них дают мозаичное проявление гена *f*, другие же нет. Однако утверждение Сидорова о том, что процент летальных мутаций *y* в хромосоме sc^8 и в нормальной хромосоме одинаков, несомненно ошибочно. Процент летальных мутаций *y* в хромосоме sc^8, по нашим данным, не отличается от процента, полученного Сидоровым (соответственно 86.7% и 84.9%), но процент летальных мутаций этого гена в хромосоме B^{M2}, где он находится в своем нормальном положении, в наших опытах был равен всего лишь 16.7%±10.8%. Данные Паттерсона, на которые ссылается Сидоров (16 летальных мутаций гена *y* и 2 нелетальных), не дают права для вывода, к которому он приходит, так как из этих 16 летальных мутаций 13 были получены именно в хромосоме sc^8 и, следовательно, не могут служить для сравнения, в нормальной же *X*-хромосоме Паттерсон получил всего лишь 8 мутаций *y*, из которых 3 остались непроанализированными, 3 были летальными и 2 нелетальными. Это число, конечно, слишком незначительно, чтобы на нем основывать какие бы то ни было выводы. Полученные же нами данные говорят за то, что общая частота изменений локуса *y* в хромосоме sc^8 оказывается по сравнению с частотой их в хромосоме B^{M2}, служащей в данном случае контролем, повышенной главным образом за счет увеличения частоты летальных изменений. По локусу *f* наблюдается та же картина. Правда, в этом случае полученные числа сами по себе не доказательны, но, рассматривая их в связи с данными по локусу *y*, мы можем считать довольно вероятным, что они не случайны. Если это так, то последний аргумент Сидорова против гипотезы нехваток отпадает. Однако, как мы уже выше отметили, нам кажется, что для опровержения подобной гипотезы достаточно одного различия фенотипи-

ческих эффектов, вызываемых различными летальными аллелями, как *ac*, так и *f*. В таком случае, пытаясь объяснить общее повышение изменчивости прилежащих к инертному району локусов, нужно дать объяснение и относительно повышенной частоты летальных изменений. Гипотеза повышенной мутабильности локусов, приближенных к точкам разрывов хромосом вообще или к инертным районам в частности, повидимому, без добавочного предположения об изменении направления мутирования, последнего явления не объясняет. Если так, то остается предположение о повышении вблизи инертных районов частоты различных мелких перестроек (т. е. как нехваток, так и других их типов). Оно, повидимому, естественно объясняет повышенную частоту летальных изменений, поскольку очевидно, что при любой перестройке, даже не связанной с утерей генов, измененными в порядке эффекта положения (все равно, обратимо или необратимо) могут оказаться по крайней мере два гена (если один из разрывов прошел в инертном районе), а может быть и больше, и вероятность того, что данная перестройка окажется летальной в силу летальности изменения хотя бы одного из затронутых генов, конечно, значительно выше, чем если бы те же гены мутировали поодиночке. Правда, в хромосоме sc^8 гены *y* и *ac* мутируют, как известно, в большинстве случаев одновременно, однако уже самый этот факт требует специального объяснения, которое, опять-таки, легче дать, исходя из предположения о повышении частоты мелких перестроек, ибо вероятность изменения положения одновременно двух соседних генов или их выпадения из хромосомы при всякой такой престройке, конечно, очень велика.

Повышенная частота мозаичных изменений локусов, приближенных к инертным районам, также легче объяснима с точки зрения гипотезы повышения частоты мелких перестроек, чем на основании гипотезы повышения мутабильности. Известно, что возникновение мозаичности связано с приближением данного гена к инертному району. В хромосоме sc^8 гены *ac* и *y* лежат непосредственно рядом с инертным районом, и мухи sc^8 обнаруживают мозаичность по обоим этим признакам. В хромосоме B^{M2} ген *f* не лежит вплотную к инертному району (Прокофьева-Бельговская, не опубликовано), и мухи B^{M2} не обнаруживают мозаичности по forked. Однако в результате мелких перестроек хромосомы в районе локуса *f* инертный район в этой линии часто должен еще более приближаться к гену *f*, вызывая мозаичное его проявление. Простое повышение мутабильности гена *f* не должно было бы дать подобного эффекта. Возможность повышения мутабильности генов в результате изменения их положения в хромосоме, конечно, не исключена, но такие факты, как повышение относительной частоты летальных и мозаичных изменений локусов, приближенных к инертным районам, и их одновременное «мутирование» проще объясняются предположением о повышении частоты мелких перестроек в соответствующих участках хромосом, чем гипотезой повышения мутабильности. Последняя гипотеза для объяснения этих фактов должна быть осложнена дополнительными допущениями.

Можно еще поставить вопрос о том, не является ли повышенная частота изменения гена *y* в хромосоме sc^8 и гена *f* в хромосоме B^{M2} результатом вторичного эффекта положения. Как показали Дубинин (1936) в отношении гена *Plum* и Паншин (не опубликовано) в отношении гена *white*, признаки, являющиеся результатом эффекта положения, обнаруживают повышенную частоту наследственных из-

менений ввиду того, что новые разрывы, проходящие в довольно широких районах, прилежащих к первичному разрыву, вызывают изменения в выражении данного признака. Можно было бы думать, что гены *y* и *ac* в хромосоме sc^8 и ген *f* в хромосоме B^{M2} уже в той или иной степени изменены в результате изменения их положения в хромосоме (хотя в отношении гена *f* никаких доказательств этому нет) и большинство дальнейших их изменений является результатом вторичного эффекта положения, вызванного разрывами в сравнительно отдаленных районах *X*-хромосомы. Однако, как показал в своей работе Сидоров, ни в одной из 11 изученных им в этом отношении хромосом sc^8 с мутациями в локусе *y* перекрест не был нарушен и ни одна из изученных 7 не участвовала в транслокации. Следовательно, к мутациям *y* в хромосоме sc^8 гипотеза вторичного эффекта положения неприложима. О том же говорят наши данные по мутациям *f* в хромосоме B^{M2}. Поскольку облученные самцы B^{M2} скрещивались нами с *y cv v f* самками, то по потомству самок, обнаруживших мутацию *f* и, следовательно, имевших строение $\frac{f\ B^{M2}}{y\ cv\ v\ f}$, можно было судить, нарушен ли у них перекрест в *X*-хромосомах. Ни у одной из 33 самок, давших достаточно потомства, перекрест, повидимому, нарушен не был. Семь линий *forked* (все нелетальные) были кроме того проанализированы на присутствие в них транслокаций и ни в одной из них таковых не оказалось. Следовательно, и в этом случае предположение о зависимости повышенной частоты изменений локуса *f* от вторичного эффекта положения не согласуется с фактами.

Таким образом повышение частоты и изменение характера «мутаций» в приближенных к инертным районам участках хромосом представляют собой явления, зависящие от другой причины. Согласно всему сказанному, нам кажется наиболее вероятным, что этой причиной является повышенная частота мелких перестроек. Цитологические условия, создающиеся вблизи инертных районов,— притяжение хромонем инертного района к хромоцентру, притяжение друг к другу не только хромиолей, занимающих гомологичные локусы разных хромонем, но и хромиолей в пределах одной и той же хромонемы и, наконец, расхождение хромонем инертного района, влекущее за собой расхождение хромонем соседнего активного участка, могут, повидимому, с достаточным основанием считаться предпосылкой подобного повышения.

Нам остается остановиться еще лишь на одном вопросе. В начале работы мы упомянули, что, помимо влияния, оказываемого инертными районами на «мутабильность» близлежащих генов, особые их свойства выражаются также и в роли, которую они играют в возникновении мозаичности. Как показал Сидоров, в случае хромосомы sc^8 влияние инертного района выражается в повышении мутабильности тех же генов, по которым в данной линии наблюдается мозаичность, причем мутируют эти гены в большинстве случаев одновременно и точно так же одновременно проявляются на мозаичных участках. На этом основании Сидоров сделал вывод, что механизм изменений, полученных им в хромосоме sc^8 в генеративных клетках, тождествен механизму изменений, происходящих в соматических клетках и ответственных за мозаичность. Правилен ли этот вывод и следует ли отсюда, что, предпочитая гипотезе повышения мутабильности предположение о повышении частоты мелких перестроек, мы должны допустить, что и моза-

ичность является результатом таких же перестроек в соматических клетках? Не входя в подробное обсуждение вопроса о механизме мозаичности, к которому данные настоящей работы прямого отношения не имеют, укажем на некоторые моменты, которые, как нам кажется, делают предположение о тождественности причин изменения генов в генеративных клетках и причин проявления рецессивных признаков в некоторых соматических клетках весьма сомнительным. Прежде всего параллелизм между генеративными и соматическими изменениями, происходящими в линии, дающей мозаичность, вовсе не обязателен. Обнаружив его в случае sc^8, Сидоров его не нашел в линии y^{3P}. Несмотря на резкую мозаичность мух этой линии по признаку *yellow*, генеративные мутации гена *y* в хромосоме y^{3P} найдены не были. Обратное имеет место в линии B^{M2}. В этой хромосоме частота и характер мутаций гена *f* изменены характерным для гена *y* в хромосоме sc^8 образом, мозаичности же по признаку *forked* мухи B^{M2} не обнаруживают. Затем предположение о зависимости вызывающих мозаичность изменений в соматических клетках от генных мутаций или хромосомных перестроек кажется нам трудно согласующимся с сильной зависимостью степени мозаичности от генетических модификаторов и, в первую очередь, от количества «инертного» материала в клетке, например, от присутствия лишней *Y*-хромосомы (Gowen and Gay, 1933, 1934; Дубинин и Гептнер, 1934, 1935; Нуждин, 1936; Schultz, 1936; Schultz and Dobzhansky, 1934). Допускать, что эти факторы влияют на мутабильность гена или на частоту хромосомных перестроек, кажется нам рискованным. Гораздо естественнее предположить, что реакции, вызываемые в плазме геном, контролирующим мозаичный признак, в силу изменения положения этого гена в хромосоме и, в частности, в силу приближения его к инертному району, становятся весьма лабильными, возможно потому, что активность такого гена по каким-то, еще неизвестным нам причинам, понижается и приближается к критическому уровню, необходимому для развития данного признака. Цитологический механизм, который, возможно, ответственен за изменчивость в проявлении генов, приближенных к инертным районам, был обсужден в работе Прокофьевой-Бельговской (1938, в печати). В особенности сильным аргументом, говорящим за то, что механизм осуществления мозаичности представляет собой вопрос не хромосомной генетики и феногенетики, кажутся нам приведенные ниже наблюдения над влиянием одного гена, модифицирующего проявления гена *f*, на мозаичность по признаку *forked*. Данный модифицирующий ген был найден нами в процессе опытов по получению мутаций *y* и *f* в хромосомах sc^8 и B^{M2}. Он оказался локализованным во II хромосоме, между генами *curved* и *plexus*, и был назван нами *If* (Intencifier of forked). Ни с какими хромосомными перестройками он, повидимому, не связан. Гомозиготные по гену *If* мухи имеют измененные щетинки, промежуточные между щетинками мух *f* и мух *Bl*, гетерозиготные — совершенно нормальны. Однако в гетерозиготном состоянии ген *If* действует, как сильный модификатор гена *f*, усиливая проявление *f* у гомозиготных по *f* мух и вызывая проявление этого гена (хотя и несколько иное, чем у гомозиготных) в структуре $\frac{f}{+}\frac{If}{+}$. Мы изучили влияния гена *If* на процент мозаичности в мозаичной по *forked* линии f^{B15} B^{M2}. Скрестив $\widehat{yw}f\frac{If}{Cy}$ ♀♀ × f^{B15} B^{M2} ♂♂, мы получили два класса самцов

$f^{B15}\ B^{M2}\ \frac{If}{+}$ и $f^{B15}\ B^{M2}\frac{Cy}{+}$ — и сравнили у них число нормальных щетинок. Полученные данные представлены в табл. 5.

Таблица 5

Влияние гена *If* на число нормальных щетинок у мух мозаичных по *forked*
Influence of the *If* gene on the number of normal bristles in mosaic *forked* flies

Число нормальных щетинок / Number of normal br.stls	0—1	2—3	4—5	6—7	8—9	10—11	12—13	14—15	16—17	18—19	20—21	22—23	24—25	26—27	28—29
$f^{B15}\ B^{M2}\ \frac{If}{+}$	8	16	17	11	3	1	2	—	—	—	—	—	—	—	—
$f^{B15}\ B^{M2}\ \frac{Cy}{+}$	—	—	—	2	1	3	4	4	8	6	8	1	2	4	2

У самцов $f^{B15}\ B^{M2}\frac{If}{+}$ среднее число нормальных щетинок равно 4.36, а у самцов $f^{B15}\ B^{M2}\frac{Cy}{+}$ —17.84. $\frac{Diff.}{m_{diff.}} = 15.1$.

Эти данные ясно показывают, что ген *If*, сам по себе влияющий на форму щетинок и усиливающий фенотипический эффект гена *f*, повышает процент щетинок *forked* у мозаичных по этому признаку мух. Если появление нормальной щетинки или щетинки *f* зависит от того или иного физиологического состояния клетки, той или иной концентрации каких-то веществ в ней, то подобный эффект гена *If* совершенно естественен, если же щетинка *forked* является результатом мутации гена *f* или хромосомной аберрации в районе этого гена, то нет никаких оснований для того, чтобы частота этих явлений повышалась именно под влиянием гена, вызывающего тот же фенотипический эффект, что и ген *If*. В то же время, при почти полной неизвестности генов, влияющих на мутабильность других генов, предположение, что ген, выбранный для анализа на основании его фенотипического эффекта, случайно оказался влияющим на мутабильность гена *f*, чрезвычайно мало вероятно.

Все это заставляет нас притти к следующим ответам на поставленные в начале работы вопросы.

1. В отношении способности или неспособности становиться концевыми гены инертных районов, повидимому, не отличаются от генов активных. Во всяком случае данных, доказывающих обратное, нет.

2. Близость инертных районов изменяет частоту и характер изменений локусов соседних с ними активных участков хромосом. Это влияние доказано для генеративных клеток; что же касается распространения этих выводов и на соматические клетки с целью объяснения мозаичности, то такое распространение кажется нам неправильным.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
29. I. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Гершензон С. М., Новые данные о генетически инертном участке *X*-хромосомы *Drosophila melanogaster*, Биол. журн., 2: 145—160, 1933.

[2] Дубинин Н. П. и М. А. Гептнер, Новый фенотипический эффект *Y*-хромосомы у *Drosophila melanogaster*, Биол. журн., 3 : 146—165, 1934.

[3] Меллер Г. Г. и Прокофьева А. А., 1935. Хромонема инертного района *X*-хромосомы *Drosophila*, Доклады АН СССР, 1 : 658—660.

[4] Нейгауз М. Е., К вопросу о механизмах образования мозаиков под влиянием Х-лучей у *Drosophila melanogaster*, Зоол. журн., 13 : 507—510, 1934.

[5] Нуждин Н. И., Исследование одной нестойкой хромосомы у *Drosophila melanogaster* и вызываемой этой хромосомой мозаичности, Зоол. журн., 14 : 317—352, 1935.

[6] Прокофьева А. А., Структура хромосомы *Drosophila melanogaster*, Доклады АН СССР, 4 : 102—105, 1934.

[7] Прокофьева-Бельговская А. А., *Y*-хромосома в слюнных железах дрозофилы, Доклады АН СССР, 3 : 359—360, 1935.

[8] Прокофьева-Бельговская А. А., К вопросу о строении хромосом в слюнных железах *Drosophila melanogaster*, Изв. АН СССР, биолог. сер., № 2 : 393—426, 1937.

[9] Прокофьева-Бельговская А. А., Цитологическое изучение разломов *X*-хромосомы *Drosophila melanogaster* в районе локуса white, Изв. АН СССР, биолог. сер. (в печати), 1938.

[10] Прокофьева-Бельговская А. А., Цитологическое исследование «простых разрывов» в хромосоме *scute*[8], Изв. АН СССР, биолог. сер. (в печати), 1938.

[11] Сидоров Б. Н., Мозаики по *yellow*, в линии *sc*[8], Биолог. журн., 3 : 737—739. 1934.

[12] Сидоров Б. Н., Мутабильность *yellow*, *achaete* и *scute* в линиях *scute*[8] и *yellow*[3P]. Зависимость частоты мутирования гена от его положения в системе, Биолог. журн., 5 : 3—26, 1936.

[13] Dubinin N. P. and M. A. Heptner, A new phenotypic effect of the *Y*-chromosome in *Drosophila melanogaster*. Journ. of Genet., 3 : 423—446, 1935.

[14] Gowen J. W. and Gay E. M., Eversporting as a function of the *Y*-chromosome in *Drosophila melanogaster*, Proc. Nat. Acad. Sci., 19 : 189—208, 1933.

[15] Heitz, E., Eine Beziehung zwischen der genetischen und strukturellen Längsdifferenzierung des *X*-chromosomes von *Drosophila melanogaster*, Zeit. f. ind. Abst. u. Vererb., 67 : 216—217, 1934.

[16] Kaufmann B. P., Interchange between *X*-and *Y*-chromosomes in attached *X*-females of *Drosophila melanogaster*, Proc. Nat. Acad. Sci., 19 : 830—838, 1933.

[17] Muller H. J. and Gershenson S. M., Inert regions of chromosomes as the temporary products of individual genes, Proc. Nat. Acad. Sci., 21 : 69—75, 1935.

[18] Muller H. J. and Painter T. S. The differentiation of the sex chromosomes of *Drosophila* into genetically active and inert regions, Zeit. f. ind. Abst. u. Vererb. 62 : 316—365, 1932.

[19] Muller H. J., Raffel D., Gershenson S. M. and Prokofyeva A. A.-Belgovskaya, A further analysis of loci of the so-called «inert regions» of the *X*-chromosome of *Drosophila*, Genetics, 22 : 87—93, 1937.

[20] Neuhaus M. J., Zur Frage der Nachwirkung der Röntgenstrahlen auf den Mutationsprozess, Zeit. f. ind. Abst. u. Vererb., 70 : 257—264, 1935.

[21] Patterson J. T., Lethal mutations and deficiencies produced in the *X*-chromosome of *Drosophila melanogaster* by *X*-radiation, Amer. Nat., 65 : 193—206, 1932.

[22] Patterson J. T., The mechanism of mosaic formation in *Drosophila*, Genetics, 18 : 32—52, 1933.

[23] Patterson J. T. and Stone W. S., Some observations on the structure of the *scute*[8] chromosome of *Drosophila melanogaster*, Genetics, 20 : 172—178, 1935.

[24] Prokofjeva A. A., Morphologische Struktur der Chromosomen von *Drosophila melanogaster*, Zeit. f. Zellf. u. mikr. Anat., 22 : 255—262, 1935.

[25] Schultz J., Variegation in *Drosophila* and the inert chromosome regions, Proc. Nat. Acad. Sci., 22 : 27—33, 1936.

[26] Schultz C. and Dobzhansky T., The relation of a dominant eye color in *Drosophila melanogaster* to the associated chromosome rearrangement, Genetics, 19—344—364, 1934.

[27] Stern C., The behavior of unstable loci — an hypothesis, Proc. Nat. Acad. Sci., 21 : 202—208, 1935.

M. L. BELGOVSKY. INFLUENCE OF INERT REGIONS OF CHROMOSOMES ON THE FREQUENCY OF OCCURRENCE AND TYPE OF CHANGES IN THE ADJACENT ACTIVE SECTIONS

SUMMARY

1. The high frequency of simultaneous *y* and *ac* mutations accompanied by lethal effect in the *scute*^{8} chromosome led to the suggestion that these «mutations» are the result of a break occurring in the inert region separating the distal end containing the *y* and *ac* genes from the other active regions. This conception leads to the assumption that genes of inert regions, in contrast to those of active ones, can as the result of a break, become end genes, i. e., be transformed from bipolar to unipolar genes.

2. Other explanations of the increased mutability of the *y* and *ac* genes in the *sc*^{8} chromosome assumed it was due to the adjacency of an inert region exerting its influence either on the mutability of the genes themselves or on the frequency of chromosome rearrangements in adjacent sections.

3. These same hypotheses could be equally well brought forward to explain mosaicism, since, as is known, the latter is associated with the approximation of genes controlling characters having mosaic expression to inert regions.

4. If the genes in inert regions are potentially unipolar and «simple breaks» can occur in inert regions or if adjacency of these regions increases mutability of active genes in some other way, then the same phenomena ought to be observed as well in other cases where certain genes of active regions approach inert regions. Taking this as our starting point in the present paper we investigated the *Bar*^{M2} chromosome, containing an inversion in which the left break occurred between the *f* and *B* genes and the right in the inert region close to the spindle fibre. As a result of the inversion, the *f* gene in the *B*^{M2} chromosome occupied a position analogous to that of the *y* gene in the *sc*^{8} chromosome.

5. To obtain «simple breaks» in the *B*^{M2} chromosome, *B*^{M2} males were X-rayed receiving 4.000 to 6.000 *r* dosage, crossed with *sc v f car* females and the offspring examined for sterile *sc v f* males hyperploid for the proximal end of the *X*-chromosome. A total of 15.831 F_1 males were examined without a single case of «simple break» being found.

6. To investigate the «mutability» of the *f* gene in the *B*^{M2} chromosome and compare it with the same gene's mutability when in its normal position in a chromosome, *B*^{M2} and *sc*^{8} males were *X*-rayed simultaneously and then crossed to females homozygous for genes *y* and *f*. This enabled us to compare the effect of the inert region's adjacency upon the *f* gene in the *B*^{M2} chromosome with its effect on the *y* gene in the *sc*^{8} chromosome.

7. The data obtained on the frequency of *y* and *f* mutations in the *sc*^{8} and *B*^{M2} chromosomes (table 2) show that as the *y* and *f* loci approach the inert region mutations increase, mainly due to the rise in lethals. In the *y* locus the differences in frequency of all mutations taken together and of lethal changes especially are statistically quite significant, their frequencies in the *sc*^{8} chromosome being respectively 9.6 and 40.5 times those in the *B*^{M2}. With reference to the total frequency of *f* mutations in *B*^{M2} — 1.4 times that in *sc*^{8} — the difference obtained is very likely not due to chance (its ratio to its own standard error being 2.25). On the frequency of *f* lethals (in *B*^{M2} double that in

sc[8]) our data is in itself not conclusive, but the complete parallel between the change in «mutability» observed in both the loci investigated suggests that the figures obtained are not accidental.

8. The data obtained from analysis of all the *y* and *f* mutations in the *sc*[8] and *B*[M2] chromosomes (see table 3) gives an idea of the changes in the type of «mutation», of loci brought close to the inert region. Loci approximated to an inert region give comparatively more lethals and mosaics than when located in their original positions. This conclusion is statistically proved in the case of lethal mutations in the *y* locus and well grounded in the case of changes in the *f* locus producing mosaicism (likelihood of chance result is 1 : 66). The difference in the per cent of lethal changes in the *f* locus is statistically insignificant, nevertheless the fact that here also a high proportion of lethals come from loci approximated to the inert region suggests that the difference is not due to chance.

9. To confirm our conclusion that as a general rule frequency of change increases as loci approach inert regions we determined the approximate frequency of changes in the *y* locus in the *sc*[S1] *LBsc*[4]*R* chromosome, where the *y* gene is approximated to the inert region (table 4). The frequency here was found to be about that observed in the *sc*[8] chromosome, thus confirming our conclusion.

10. Our failure to obtain simple breaks in the *B*[M2] chromosome, the varying phenotypic effect of *f* lethals in this chromosome (some being associated with mosaicism and others not) and of *ac* lethals in the *sc*[8] chromosome (according to Sidorov), the simultaneous occurrence of nonlethal changes in the *y* and *ac* genes in *sc*[8] and, finally, the cytological data of Prokofyeva-Belgovskaya, according to which no loss of the distal end of the *sc*[8] chromosome is detectable in cases thought to be «simple breaks», all show that the increased «mutability» of loci approximated to inert regions results neither from «simple breaks» nor mere deficiencies.

11. Further possible explanations are increased mutability in the narrow sense of the word, of genes approximated to inert regions i. e., increase in the frequency of point mutations, and increase in frequency of all types of minute rearrangement. The first of these hypotheses alone without further additions fails to account for the change in direction of the mutations, it being identical in both cases under examination, and likewise does not explain why the changes in the *y* and *ac* loci in the *sc*[8] chromosome occur simultaneously. The second view, on the contrary, quite logically accounts for these facts. The rise in relative frequency of lethal changes is explained as due to increase in the proportion of deficiencies and to a change, following any rearrangement, of at least the two genes adjacent to the point of breakage in the active region. If at least one of these two genes becomes lethal, the entire chromosome becomes lethal. Increase in the relative frequency of mosaic changes is explained by the fact that the given locus approaches still more closely the inert region, which is already located quite near it. Simultaneous change in two adjacent genes is explained by the great likelihood of their both changing position as the result of some rearrangement in the given region. All these considerations compel us to regard the hypothesis of increased frequency of minute rearrangements as the most probable explanation of the facts observed.

12. The cytological basis for increased frequency of minute rearrangements may lie in the special features characterizing conjugation of chromonemata close to inert regions.

13. The hypothesis explaining increased «mutability» of loci approximated to inert regions as being caused by secondary position effect resulting from gross rearrangements in regions distant from the locus in question is disproved by data showing that crossing-over in the B^{M2} and sc^8 chromosomes bearing the *y* and *f* «mutations» under consideration is normal and that not one of the 7 chromosomes examined in each case is involved in translocation. The corresponding data for the B^{M2} chromosome is given in the present paper, while the data for sc^8 has been obtained by Sidorov.

14. The question as to whether the changes occurring in loci adjacent to inert regions in germ cells are identical with the changes which occur in somatic cells and produce mosaicism must in our opinion be answered in the negative for the following reasons:

1) Changes in somatic and germ cells do not always run parallel. They are parallel in the sc^8 case where simultaneous «mutations» of the *y* and *ac* genes occur in both somatic and sex cells, but are not parallel in the y^{3P} case where in spite of a large proportion of mosaicism for *yellow*, *y* mutations in germ cells, according to Sidorov, are either absent or extremely rare. Again, in the B^{M2} case where the proportion of mutations in germ cells was high, there was no mosaicims for *forked*.

2) The fact that mosaicism depends to a great extent upon the genotypic milieu (for example, upon the amount of inert material in the nucleus) indicates, in our opinion, that the development of a recessive or dominant character in a given part of the body is a question of phenogenetics, so to speak, and not of chromosome genetics of the cell, i. e., such development is not associated with change in structure of chromosomes or genes in the somatic cells involved.

15. Confirming this view, the present paper contains data on the influence upon mosaicism for *forked* of a gene strengthening the expression of *f* in homozygote structure and producing its expression in heterozygote. This gene, located in the II chromosome between *c* and *px* (and called *If*), is a complete recessive when *f* is absent, while in the homozygote it alters the bristles intermediately between *f* and *Bl*. $\frac{f}{+}\frac{If}{+}$ flies have bristles of the *f* type (somewhat more similar to the bristles of $\frac{If}{If}$ flies), while $\frac{f}{f}\frac{If}{+}$ flies are intensified *f*. A count of the number of bristles on $f^{B15}\frac{If}{+}$ and $f^{B15}\frac{Cy}{+}$ males, mosaic due to the presence of f^{B15}, showed that in the former the average number was 4.36 ± 0.36, in the latter 17.84 ± 0.81. Consequently a gene acting on bristle development in the same way as the *f* gene increases the proportion of *forked* in mosaics. The supposition that the mechanism of this influence lies in increased mutability of the *f* gene or in increased frequency of chromosome rearrangements in the region of this particular gene is without foundation. It remains, therefore, to consider mosaicism not in terms of changes in the chromosomes and genes of somatic cells but in terms of changes in activity (or potency) of genes and their influence on the processes of development.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Ю. Я. КЕРКИС

ИДЕНТИЧНЫ ЛИ СПОНТАННЫЙ МУТАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС И ВЫЗЫВАЕМЫЙ ДЕЙСТВИЕМ Х-ЛУЧЕЙ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым)

В статье ставится вопрос о качественной идентичности или различиях мутационного процесса, протекающего в природе и вызываемого действием Х-лучей. В качестве свойств, в отношении которых сравнение мутационных процессов, протекающих в различных условиях, может быть наиболее полным, берутся: 1) направленность процесса, 2) соотношение частоты летальных и видимых мутаций и 3) соотношение частоты точковых мутаций и хромосомных перестроек. Показано, что многочисленные факты, на первый взгляд требующие для своего истолкования направленности мутационного процесса, на самом деле объясняются отбором случайных ненаправленных мутаций. Приводятся факты, дающие возможность сделать вывод, что в отношении отсутствия направленности рентгеновский и спонтанный мутационный процессы идентичны. На основании имеющихся в литературе данных доказывается, что сравниваемые мутационные процессы безусловно отличаются друг от друга соотношением частот генных мутаций и хромосомных перестроек. Высказывается соображение, что отсутствие в настоящее время возможности изменить соотношение частот летальных и видимых мутаций не может явиться доказательством того, что это соотношение во всех случаях одинаково и не может быть сдвинуто в желательном направлении. Подчеркивается значение исследований, направленных к выяснению специфичности мутационных процессов, протекающих в различных условиях среды.

Появление первой работы Меллера (Muller, 1927), посвященной действию Х-лучей на мутационный процесс, послужило мощным толчком к развитию новой отрасли генетических исследований, называемой иногда рентгеногенетикой. Многочисленные и разносторонние экспериментальные исследования, проводившиеся как с дрозофилой, так и с другими животными и растениями, выяснили не только основные закономерности мутационного процесса, возникающего под влиянием Х-лучей, но также и ряд фактов, приблизивших нас к пониманию основных черт механизма, трансмутирующего действия Х-лучей. Многие представления современной генетики о закономерностях мутационного процесса базируются если не исключительно, то главным образом на результатах рентгеногенетических исследований. Вследствие своей исключительной трансмутирующей эффективности, позволяющей без труда получать большое количество новых изменений наследственного вещества, рентгеновские лучи прочно вошли в обиход генетических лабораторий и дали возможность не только получать огромное число генных мутаций и хромосомных перестроек, но и изучать закономерности процессов,

в результате которых все эти изменения происходят[1]. Увлечение Х-лучами как методом получения мутаций и изучения закономерностей их возникновения настолько велико, что спонтанный мутационный процесс до сих пор в сущности почти не подвергался экспериментальному изучению. Между тем при всех обобщениях, касающихся роли мутаций в эволюции, генетика исходит из известных нам закономерностей мутационного процесса, протекающего под влиянием рентгеновских лучей. Законность такой экстраполяции выводов, полученных в результате рентгено-мутационных исследований, на спонтанный мутационный процесс, протекающий в природе, объясняется обычно тем, что рентгеновские лучи являются лишь фактором, ускоряющим течение процесса, и никакой специфики с собой не приносят. Это заключение находит себе подтверждение в том, что большинство производившихся до сих пор попыток найти специфичность в действии различных внешних факторов на мутационный процесс приводило к отрицательному результату, и все наблюдавшиеся различия сводились к различиям в частоте обнаруживаемых изменений наследственного вещества под влиянием того или иного фактора.

Изложенная выше точка зрения, что мутационный процесс, индуцированный рентгеновскими лучами, отличается от спонтанного только своим темпом, а не качественными особенностями, разделялась до самого последнего времени большинством генетиков, в том числе и автором настоящей статьи. Однако, анализируя эту проблему глубже, мы пришли к заключению, что правильность взгляда о качественной тождественности спонтанного и рентгеновского мутационных процессов далеко не очевидна и что этот в высшей степени важный теоретический вопрос заслуживает того, чтобы быть поставленным заново для экспериментального разрешения.

Мутационный процесс, вызываемый всяким фактором, безразлично, применявшимся уже в опытах или теоретически возможным, но экспериментально еще не изученным, может характеризоваться следующими особенностями.

1) Определенной направленностью мутационного процесса, под которой мы понимаем мутационное изменение признаков, органов или физиологии организма в каком-либо определенном направлении. При этом необязательно, чтобы «направление», в котором происходят мутации, носило приспособительный характер: оно может быть в селективном отношении и вредным. Противоположностью направленного мутационного процесса будет отсутствие указанной только что закономерности, т. е. случайное мутирование во всевозможных направлениях.

2) Соотношением летальных мутаций и видимых. Принятое в генетике подразделение мутаций на летальные и видимые является в высшей степени условным, так как всякая летальная мутация всегда выражается в морфологическом изменении какого-либо органа или ткани, причем это изменение структуры и является непосредственной причиной, вызывающей гибель организма на той или иной стадии развития. Поэтому всякая летальная мутация может быть видимой, если эти внутренние нарушения сделать доступными для наблюдения. После первых опытов Меллера, показавших, что

[1] Список литературы по искусственному получению мутаций действием Х-лучей насчитывает в настоящее время около 300 названий. Наиболее подробные сводки литературы см. в работах Тимофеева-Рессовского, 1934, 1937.

летальные мутации в отношении легкости и объективности количественного учета их имеют ряд бесспорных преимуществ перед видимыми, определение частоты леталей стало наиболее обычным критерием трансмутирующей эффективности различных агентов и интенсивности мутационного процесса. Так как все летальные мутации являются вредными для организма и потому не могут быть использованы естественным отбором, то соотношение частоты их с частотой видимых, среди которых вредных мутаций может быть меньше, является существенной характеристикой качественной стороны мутационного процесса, вызываемого тем или иным агентом.

3) Соотношением частоты точковых мутаций и различных хромосомных перестроек. Известно, что рентгеновские лучи и другие факторы, влияющие на мутационный процесс, вызывают не только мутации отдельных генов («точковые» мутации), но и более или менее грубые изменения структуры хромосом (так называемые хромосомные аберрации или перестройки). Добржанский (Dobzhansky, 1936), Дубинин (1936), Дубинин и Сидоров (1934), Офферман (1935) и другие показали, что очень многие из таких хромосомных перестроек вызывают изменения фенотипа особей, содержащих измененные хромосомы. Распространенность такой связи была подчеркнута Гольдат (1936) и Меллером, Прокофьевой и Раффелем (Muller, Prokofyeva and Raffel, 1935), причем последние авторы высказывают даже мысль, не являются ли все мутации, возникающие под влиянием рентгеновских лучей, мелкими, иногда цитологически неразличимыми перестройками хромосом. Перестройки хромосом вызываются не только воздействием Х-лучей; они возникают также и спонтанно, т. е. под влиянием факторов, встречающихся в естественных условиях. Соотношение частот различного типа хромосомных перестроек и точковых (генных) мутаций при различных воздействиях до самого последнего времени не являлось предметом экспериментального изучения. Между тем Альтенбургом (Altenburg, 1933, 1934), Стадлером и Спрэгом (Stadler and Sprague, 1936, 1937), Демерецом (Demerec, 1937) и Сахаровым (1935 и данные в печати) найдены факты, делающие более чем вероятным, что соотношение частот точковых мутаций и хромосомных перестроек, возникающих при различных воздействиях, не только не постоянно, но, весьма возможно, специфично для разных воздействий.

Перечисленные три качественные характеристики мутационного процесса, хотя и не исчерпывают всех возможных различий, но тем не менее являются основными свойствами, в отношении которых современное состояние наших знаний позволяет ставить вопрос об их специфичности для мутационных процессов, протекающих в различных условиях внешней среды.

Задачей нашего анализа является выяснить, имеются ли основания ожидать существования качественной специфичности мутационных процессов, вызванного действием Х-лучей и протекающего спонтанно в природе. Попытаемся поэтому оценить тот и другой в отношении каждого из трех перечисленных выше свойств. Так как в некоторых случаях прямые экспериментальные данные для спонтанного мутационного процесса отсутствуют, то для нашей цели можно воспользоваться результатами, полученными при изучении мутационных процессов, вызванных не рентгеновскими лучами, а факторами, существование которых возможно в природе. Примером таких факторов являются воздействия температурой, некоторыми химикалиями и ультрафиолетовой радиацией. При этом если, например, ока-

жется, что мутационный процесс, вызванный температурными воздействиями, качественно не идентичен рентгеновскому мутационному процессу, то неидентичность последнего мутационному процессу, протекающему в природе, не будет вызывать сомнений.

Стоящий перед нами вопрос может быть, следовательно, сформулирован так: данным условиям среды свойственна только определенная скорость мутационного процесса или же мутационный процесс специфичен и протекает различно в различных условиях среды?

I

Прежде чем обсуждать, специфичны ли мутационные процессы, протекающие в различных условиях среды в отношении направленности возникающих мутационных изменений, необходимо максимально уточнить, что́ генетика понимает под направленной мутационной изменчивостью, ибо часто в это явление вкладывается самый разнообразный смысл, вследствие чего возникает ряд недоразумений. Под направленным возникновением мутаций генетика понимает существование прямой зависимости между внешним воздействием и наследственным изменением. Это значит, что при данном воздействии всегда происходят изменения генов, в результате которых изменяются только определенные признаки и притом только в одном направлении. Как выше указывалось, такая связь (если она, конечно, вообще существует) может быть либо адаптивной, т. е. изменения генов будут делать организм лучше приспособленным к изменившимся внешним условиям, либо такой зависимости может и не быть. Доказательство адаптивности возникающих мутаций по отношению к вызвавшим их внешним условиям было бы равносильно доказательству правильности одной из основных концепций учения Ламарка об активной приспособляемости организмов к условиям их существования. Нет нужды подчеркивать, что возможность произвольного получения генных мутаций в желаемом направлении открыла бы исключительные перспективы для выведения новых сортов с.-х. растений и пород животных.

В настоящее время генетика располагает материалом, позволяющим обсуждать этот вопрос не только отвлеченно теоретически, но и на основании непосредственных экспериментальных данных, полученных, главным образом, в опытах с рентгеном и температурой. Все эти эксперименты приводят к выводу, что никакой направленности возникающих мутаций не существует. Мутации генов происходят во всевозможных направлениях, т. е. случайно. Доказано, что одни гены могут мутировать чаще других, но даже у наиболее лабильных (мутабильных) генов не удается обнаружить какой бы то ни было направленности происходящих изменений. Это следует из анализа мутационного процесса, вызываемого Х-лучами и температурой. В противоречии с этим выводом находятся известные опыты Иоллоса (1930, 1931 a, b; 1932, 1933, 1934, 1935 a, b), в которых при повторных воздействиях повышенной температурой на ряд последовательных поколений, якобы, происходило направленное мутивирование, выражавшееся в постепенном усилении или ослаблении определенных признаков. Однако проведенная рядом авторов всесторонняя и критическая проверка этих опытов с несомненностью доказала необоснованность всех выводов Иоллоса. Мы вынуждены таким образом признать, что все попытки обнаружить какую бы то ни было направленность мутационного процесса, вызванного различ-

ными искусственными воздействиями (главным образом Х-лучами и температурой), привели к отрицательному результату.

Отрицание существования направленности в ходе мутационного процесса относится к суммарному мутационному процессу популяции, в котором принимают участие тысячи отдельных генов. Направления же возможных изменений каждого отдельного гена ограничены особенностями его структуры. В пределах же этих возможных изменений никакой последовательности их возникновения подметить не удается[1].

Мутационные возможности вида ограничены его наследственной структурой, являющейся результатом всего эволюционного развития этого вида. Мутационный процесс направлен, следовательно, только в том отношении, что разнообразие возникающих de novo мутантных признаков не безгранично, а находится в рамках «биологически возможного» для данного организма. Иными словами, если в процессе эволюционного развития дрозофилы у этого организма выработался наследственно обусловленный физиологический механизм, способный вызывать окраску глаза более или менее красного тона, то мутации, затрагивающие окраску глаза, могут делать глаз либо вовсе неокрашенным, либо изменять тон красной окраски, свойственной этому организму. Возникновение же синих или зеленых глаз невозможно, так как такие признаки на данном этапе эволюционного развития рассматриваемого организма не имеют необходимой физиологической базы для своего осуществления. Совершенно очевидно, что направленность мутирования отдельных генов, зависящая от структуры последних, во-первых, принципиально отлична от направленного протекания мутационного процесса в целом и, во-вторых, является причиной того, что новые виды эволюционируют из старых не путем резких скачков, а путем длительного накапливания мелких изменений.

Между тем допущение направленности мутационного процесса на первый взгляд кажется совершенно необходимым для объяснения целого ряда замечательных фактов эволюционного изменения видов в каком-либо определенном направлении. Такие факты, как приводившийся Иоллосом пример ортогенетического развития конечностей у предков современной лошади, как параллельная изменчивость в одном и том же направлении у близких видов и родов культурных растений (гомологические ряды Вавилова), совершенно исключительная «приспособляемость» вики к внешнему виду семян засоряемой ею культуры (неопубликованные данные А. Ю. Тупиковой), мимикрия некоторых мух под пчел и ос, наконец, приспособленность растений и животных к окружающим их условиям среды,—все эти и множество других фактов могли бы быть проще всего объяснены тем, что мутации происходят направленно, вследствие чего структура и свойства организмов изменяются в одном направлении.

Выше уже указывалось, что изучение экспериментально вызванного мутационного процесса привело генетиков к убеждению, что мутационный процесс не направлен. Причем этот вывод экстраполируется и на спонтанный мутационный процесс, в отношении которого не только отсутствуют прямые данные, которые позволили бы сделать такой вывод, но имеется большое число фактов, для объяснения которых направленность мутационного процесса сама

[1] За исключением разве того, что мутирование от доминанта к рецессиву происходит, повидимому, чаще, чем в обратном направлении.

собой напрашивается. Правильна ли поэтому такая экстраполяция? Мне представляется, что отсутствие направленности мутационного процесса, индуцированного различными искусственными агентами, позволяет считать, что эта черта свойственна также и мутационному процессу, протекающему в природе. Основанием для этого служат следующие теоретические предпосылки.

Вся совокупность современных знаний о природе гена позволяет рассматривать его как весьма сложную мономолекулярную структуру, качественно совершенно отличную от того признака, который им вызывается, и способную изменяться хотя и в ограниченных, но все же достаточно многочисленных направлениях. Генетика не располагает еще достаточными сведениями, чтобы дать точную физико-химическую или биохимическую характеристику молекулярным силам, в результате действия которых структура гена претерпевает одно из многих возможных изменений. Наиболее ценный материал для понимания природы гена и сущности изменений, происходящих в нем во время мутаций, дают точные и весьма критические исследования Тимофеева-Рессовского, Циммера, Дельбрюка и других (см. Timofeeff-Ressovsky, Zimmer and Delbrück, 1935. Там же сводка литературы). Все эти работы дают достаточно оснований предполагать, что мутация гена представляет собой случайное микрохимическое явление. Качественная характеристика сил, действующих в среде, непосредственно окружающей ген, и вызывающих мутацию, конечно, не имеет ничего общего с тем первичным воздействием внешней среды, под опосредованным влиянием которого происходит изменение гена. Весьма возможно, что сущность мутирования гена заключается во внутримолекулярной перегруппировке атомов, в результате реагирования сложной молекулы с веществами из непосредственно окружающей ее среды. Поэтому вероятность того, что под влиянием какого-либо внешнего воздействия, например температуры, произойдет мутация именно тех генов, которые делают организм устойчивым к этому агенту, и именно в направлении приобретения еще большей устойчивости, бесконечно мала. Теоретически имеется, конечно, возможность такого совпадения событий, но практическая вероятность этого ничтожна. Температурное воздействие может вызвать изменение десятков генов, затрагивающих самые разнообразные признаки и притом в весьма различных направлениях, ни одно из которых не имеет ничего общего с отношением организма к температуре. Последнее же мутационное изменение может возникнуть в организме в результате любого случайного воздействия на соответствующий ген, совершенно независимо от того, нужно ли организму в данный период его жизни «приспособляться» к изменившимся температурным условиям, или нет. Таким образом мутирование того или иного гена и направление этого изменения являются результатом случайного совпадения каких-то молекулярных и узколокализованных сил, действующих в среде, непосредственно окружающей каждый отдельный ген.

Развитая только что точка зрения основывается на всей сумме экспериментальных данных по изучению мутационного процесса, вызванного Х-лучами, ультрафиолетовой радиацией, температурой и некоторыми химическими воздействиями. Есть ли теоретические предпосылки для предположения, что в мутационном процессе, протекающем в природе, а не в лаборатории, дело обстоит в этом отношении иначе? Нам кажется, что их нет, так как различия в том и другом случаях сводятся только к различиям в условиях внешней

среды, свойства же биохимической структуры, именуемой геном, остаются такими же. Многочисленные примеры ортогенетических рядов в эволюции органов различных животных, исключительная приспособленность живых существ к иногда очень специфическим условиям обитания, мимикрия и множество других фактов, требующих на первый взгляд для своего объяснения наличия определенно направленной наследственной изменчивости, на самом деле являются результатом естественного отбора. Это было блестяще показано Дарвином и это следует из фактов, добытых современной генетикой. Если бы наследственная изменчивость была не случайной, а адаптивно направленной к меняющимся внешним условиям, то роль отбора свелась бы в этом случае к нулю, так как эволюция могла бы протекать в силу одной этой особенности мутационного процесса. Случайные мутационные изменения и являются тем материалом, из которого естественный отбор творит новые формы, столь изумительно приспособленные к условиям их обитания.

В свете фактов, которыми располагает в настоящее время экспериментальная генетика, причины существования гомологических рядов в наследственной изменчивости различных групп животного и растительного мира представляются нам в следующем виде. Так как общность эволюционного происхождения систематически близких организмов свидетельствует о большей или меньшей общности их наследственного вещества (т. е. о наличии у них сходных генов), то совершенно естественно, что у близких видов могут появляться сходные мутации. Именно так и толкует это явление автор закона гомологических рядов Н. И. Вавилов, и нам думается, что это объяснение для ряда случаев верно. Однако существует немало примеров, когда фенотипически совершенно сходные признаки у представителей различных групп живых существ имеют совершенно различную наследственную природу. Известно, например, что такие признаки, как высокорослость и карликовость у гороха, имеют типичную монофакториальную природу, в то время как у льна и многих других растений эти же признаки оказываются полифакториальными. Фенотипически сходные окраски глаз или формы крыльев у дрозофилы зависят от разных (не аллеломорфных) генов, расположенных иногда в разных хромосомах. Характерная окраска шкурки кроликов, известная под именем «рекс», может вызываться тремя различными генами, фенотипический эффект которых тождествен. Длинная («ангорская») шерсть и безволосость встречаются у самых разнообразных млекопитающих, причем наследственная природа этих признаков весьма различна у отдельных групп животных. Примеры такого рода достаточно многочисленны. Так как методы исследования, которыми Н. И. Вавилов до сих пор разрабатывал закон гомологических рядов, заключаются в установлении сходных фенотипов у родственных групп растений, то естественно, что устанавливаемая таким образом гомология признаков может иногда и не иметь своим основанием гомологичность генов, от которых эти признаки зависят, что, разумеется, никак не отражается на значимости закона гомологических рядов. При обсуждении же материального механизма, лежащего в основе этого явления, указанное выше обстоятельство необходимо иметь в виду, так как этим лишний раз подчеркивается роль естественного отбора в закреплении одинаковых изменений, имеющих совершенно различную наследственную природу. В связи с этим нельзя не отметить важности изучения механизма осуществления (феногенетики) гомологичных признаков последнего

типа. Одинаковы ли процессы, приводящие к высокорослости в случаях, когда этот признак зависит от одного и от многих генов? Идентично ли онтогенетическое развитие безволосости у всех животных, у которых эта мутация встречается? Значение исследований, направленных к выяснению таких вопросов, совершенно очевидно для понимания механизма действия генов. Между тем в этом направлении еще ровно ничего не сделано. То обстоятельство, что наследственная основа гомологичных признаков может быть весьма различной, является, нам кажется, достаточно веским доказательством того, что широко распространенный в природе параллелизм наследственной изменчивости есть результат закрепления отбором форм, имеющих сходные признаки, а не следствие направленности мутационного процесса.

В качестве еще одного довода в пользу возможности возникновения направленных мутаций иногда приводят также (Келлер, 1937) описанные Иоллосом (Jollos, 1933, 1935), Фризеном (1935) и другими авторами случаи параллелизма в фенотипическом проявлении многих мутаций и ненаследственных модификаций, возникающих при тех же самых внешних воздействиях. Совершенно очевидно, однако, что все эти факты говорят не о направленном мутировании в описанном выше смысле, а о том, что вмешательство в процессы органогенеза возможно не только со стороны генетических, но и со стороны внешних факторов, причем механизм действия тех и других иногда может совпадать.

Случайная природа (отсутствие направленности) наследственной изменчивости была ясна уже Дарвину, причем в ряде мест «Происхождения видов» он пишет об этом настолько четко, что для каких-либо сомнений в понимании точки зрения Дарвина не остается места. Не менее ясно излагает это и К. А. Тимирязев, который в своей книге «Чарльз Дарвин и его учение» (Сельхозгиз, 1937, стр. 219) пишет: «Но из того факта, что приспособления вырабатываются как бы автоматически под влиянием окружающих факторов, еще не вытекает обратное заключение, что действие этих факторов само по себе всегда целесообразно, как это делают упомянутые авторы (речь идет о взглядах Коопа, Генсло, Варминга и др. — *Ю. К.*). Рядом с кажущимися целесообразными действиями засухи мы знаем, что она может превращать нормальные формы в карликовые, а еще чаще просто уничтожать их. Логически рассуждая, мы должны признать, что изменчивость, вызываемая средой, сама по себе безразлична. Изменения могут быть полезны для организма, безразличны или прямо вредны. Печать приспособления, полезности налагается не физическим процессом изменчивости, а последующим историческим процессом устранения или элиминации бесполезного, т. е. отбором».

Подводя итог всему изложенному выше, можно сделать вывод, что заключение экспериментальной генетики о случайном характере мутационных изменений генов справедливо и для мутационного процесса, протекающего в природе, хотя для последнего и отсутствуют прямые данные, непосредственно это доказывающие.

В каком направлении должна итти дальнейшая экспериментальная работа, связанная с проблемой направленности мутационного процесса, и рационально ли ее вести вообще? Нам думается, что все изложенные выше фактические данные и теоретические предпосылки ни в коем случае не снимают актуальности этой проблемы и что ее дальнейшая разработка должна итти в двух основных направлениях: во-первых, в исследовании хода мутационного про-

цесса в различных условиях (изучение соотношения различных категорий изменений наследственного вещества), во-вторых, представило бы большой теоретический интерес нахождение таких внутриклеточных условий, при которых наблюдалось бы преимущественное мутирование каких-либо определенных генов. Первый путь легче, и работа в этом направлении ведется. Второй путь значительно труднее, причем современное состояние наших знаний о природе биохимических процессов, происходящих при мутировании, не дает основания ожидать, что проблема произвольного получения мутаций только определенных генов и только в нужном нам направлении будет разрешена в ближайшее время.

II

Вторым из отмеченных нами свойств, характеризующих мутационный процесс, является соотношение летальных и видимых мутаций. Сравнивая спонтанный и искусственно вызванный мутационный процессы в отношении этого признака, приходится сразу же признать бесспорный факт, что летальные мутации всегда значительно более многочисленны, чем видимые. Частота леталей во много раз превышает частоту видимых мутаций. Для мутационного процесса, вызываемого действием Х-лучей, это достаточно хорошо доказано всеми рентгеногенетическими исследованиями, начиная с классической работы Меллера (1927). Для спонтанного мутационного процесса преобладание леталей над видимыми мутациями с очевидностью показано Дубининым и его сотрудниками (Дубинин и др., 1936), анализировавшими дикие популяции дрозофилы из различных географических областей.

Значительное преобладание летальных мутаций над видимыми, независимо от того, каким фактором вызван мутационный процесс, отнюдь не является неожиданностью. Общеизвестно, что нормальная жизнедеятельность организма зависит от очень большого числа генов, может быть даже от всех. Изумительная координация в организме сложнейших биохимических процессов, делающих его так хорошо приспособленным к условиям его обитания, складывалась в течение всего филогенеза данной формы и в борьбе за существование закреплялась естественным отбором. Организм является системой, не имеющей себе равных по сложности и совершенству соответствия друг другу отдельных частей ее. Всякая мутация каким-то образом изменяет одно из звеньев этой системы и тем самым нарушает общее равновесие отдельных частей. Совершенно очевидно, что огромное большинство таких нарушений будет приводить к отрицательным для организма результатам, так как большинство возможных изменений скорее нарушит гармоничность всей системы, чем сделает ее еще более совершенной. Поэтому бóльшая частота летальных мутаций по сравнению со всеми остальными вполне соответствует нашим теоретическим ожиданиям, и мутационный процесс, протекающий под влиянием Х-лучей, не является в этом отношении исключением. Это заключение находит себе полное подтверждение в установленном Дубининым с сотрудниками (Дубинин и др., 1936) факте, что преобладание летальных мутаций над видимыми в диких популяциях зависит не от большей частоты мутирования летальных генов, а от большего числа таких генов.

Однако, если факт преобладания вредных мутаций над полезными и безразличными теоретически вполне оправдан, то вопрос о

постоянстве отношения между количеством возникающих летальных и видимых мутаций, независимо от воздействия, не является самоочевидным. К этой же мысли приходит и В. В. Сахаров (1933), изучавший влияние на мутационный процесс иода и установивший, что при этом воздействии соотношение частоты летальных и видимых мутаций заметно сдвигается в сторону преобладания вторых. Несмотря на сравнительно небольшой объем опытов Сахарова, его данные кажутся нам все же достаточно убедительными, так как методика учета летальных мутаций настолько объективна, что пропустить возникновение летали вряд ли возможно. Наконец, ниже будут приведены факты, показывающие, что подавляющее большинство леталей, возникающих под влиянием Х-лучей, являются более или менее крупными хромосомными перестройками, в то время как спонтанные летали в большинстве своем являются точковыми мутациями. Хотя точное количественное соотношение летальных и видимых мутаций при воздействии различных агентов до сих пор еще не служило предметом специального изучения, тем не менее приведенный только что факт говорит о том, что это соотношение может быть различным, в зависимости от воздействия. Нам представляется, что здесь имеются некоторые основания ожидать наличия качественной специфичности в действии различных агентов и что отсутствие в настоящее время данных, доказывающих существование такой специфичности, не может служить доказательством действительного ее отсутствия. Попытка экспериментального изучения вопроса о возможности изменения соотношения летальных и нелетальных мутаций представила бы выдающийся интерес. С этой точки зрения особого внимания заслуживает вопрос о возможных различиях в природе летальных мутаций, возникающих спонтанно и под влиянием Х-лучей. Вопрос этот ставится Сахаровым (1935 и неопубликованные данные), но до сих пор еще далек от окончательного разрешения. Можно лишь утверждать, что, повидимому, большинство летальных мутаций, возникающих под влиянием Х-лучей, представляют собой различного рода нарушения в структуре хромосом (Сахаров, 1935; Demerec, 1937; Алиханян, 1937).

III

Последней характеристикой мутационного процесса является соотношение частот точковых мутаций и различного рода хромосомных перестроек. Большая частота возникновения хромосомных перестроек под влиянием Х-лучей известна уже из первых работ Меллера, который с самого начала обратил внимание на то, что так называемые летальные мутации представляют собой весьма разнородную группу наследственных изменений, в которую, кроме генных мутаций в узком смысле слова, входят различного рода нарушения хромосомной структуры (транслокации, инверсии, нехватки). Сравнительная частота всех этих типов изменений до настоящего времени не служила предметом специального изучения. Большинство работ, посвященных исследованию частот возникновения хромосомных перестроек, связано главным образом с вопросом о влиянии на этот процесс различных факторов физиологического состояния организма (пол, стадия половых клеток). Исследованиями ряда авторов[1] показано, что различия между частотами мутаций и хромо-

[1] Подробный обзор и список относящейся сюда литературы см. в работе Бельговского (1937).

сомных перестроек неодинаковы для разных условий среды. Бельговский (1937) в результате подробного анализа литературных данных и собственных экспериментов подтвердил, что причиной этой разницы по всей вероятности является различие в механизме образования точковых мутаций и хромосомных перестроек.

Во всех перечисленных исследованиях трансмутирующим фактором являлись Х-лучи. Первые указания на особенности спонтанного мутационного процесса в отношении интересующего нас свойства мы находим у Меллера и Альтенбурга (Muller and Altenburg, 1930), показавших, что соотношение частот транслокаций и мутаций, возникающих спонтанно и под влиянием Х-лучей, неодинаково, а что спонтанно транслокации возникают относительно гораздо реже, чем под влиянием Х-лучей. К сходному выводу пришел также Оливер (Oliver, 1932). Так постепенно возникает представление об Х-лучах как об исключительно «грубом» трансмутирующем факторе, вызывающем много крупных перестроек хромосомного аппарата.

Одной из первых работ, результаты которой позволяют поставить вопрос о специфичности внешних факторов в отношении числа вызываемых ими точковых мутаций и хромосомных перестроек, является исследование Альтенбурга (Altenburg, 1934). Последний установил, что ни одна из изученных им 79 летальных мутаций, возникших под влиянием ультрафиолетовых лучей, не была связана со сколько-нибудь заметными перестройками хромосом. Между тем известно (Сахаров, 1935, 1936; Demerec, 1937; Алиханян, 1937), что большинство леталей и многие из видимых мутаций (Muller, Prokofyeva and Raffel, 1935), возникающих в результате воздействия Х-лучами, представляет собой хромосомные перестройки. Сходный результат был получен Стадлером и Спрэг (Stadler and Sprague, 1936, 1937) при сравнении действия ультрафиолетовых и рентгеновских лучей на мутационный процесс у кукурузы. Эти исследователи установили, что ультрафиолетовая и рентгеновская радиации по своему генетическому действию отличаются рядом интересных особенностей. Так как сами авторы указывают, что их опыты производились в разное время и с разными линиями, то мы не будем перечислять все наблюдавшиеся ими различия, ибо некоторые из них, возможно, зависят от особенностей отдельных опытов. Укажем лишь на наиболее существенные и вряд ли зависящие от неидентичности условий различных опытов. Эти различия сводятся, во-первых, к тому, что ультрафиолетовые лучи в противоположность рентгеновским вызывают значительное повышение частоты мутаций и небольших нехваток и вовсе не вызывают транслокаций, что вполне согласуется с изложенными выше наблюдениями Альтенбурга. Во-вторых, при воздействии ультрафиолетовых лучей жизнеспособных нехваток возникает больше, чем при воздействии рентгеновскими лучами. Такого же порядка результат получен Сахаровым при изучении мутаций (летальных и видимых), возникающих под влиянием различных химических агентов. Общим явлением, характеризующим результаты всех приведенных выше исследований, является значительно меньший процент мутаций, связанных с различными хромосомными перестройками, по сравнению с тем, что наблюдается при воздействии Х-лучей.

Относительно соотношения частот возникновения мутаций и различного рода хромосомных перестроек в природных популяциях (т. е. при спонтанном протекании мутационного процесса) имеются прямые экспериментальные данные. Помимо уже цитированного исследования Меллера и Альтенбурга (1930) указания по интересую-

щему нас вопросу содержатся в ряде исследований, поставленных со специальной целью выяснить частоту и особенности мутаций в природных условиях. В первую очередь сюда относятся труды группы исследователей, возглавляемой Н. П. Дубининым, и работа Gordon'a (1935). Дубинин и др. (1936), анализируя в течение ряда лет наследственный состав диких популяций дрозофилы из различных географических районов Союза, среди большого числа изученных леталей не обнаружили ни одной, которая была бы связана с хромосомной перестройкой. Между тем инверсии, не вызывающие летального и видимого эффекта, встречаются в природных популяциях, по данным Дубинина, Соколова и Тинякова (в печати), весьма часто. Этими же исследователями констатировано отсутствие (или исключительная редкость) в природных популяциях дрозофилы транслокаций. Имеются также косвенные данные, указывающие на вероятную распространенность в природе мелких дупликаций (Косиков, 1936; Grüneberg, 1937; Серебровский, в печати; Гершензон, неопубликованные данные). Поэтому можно, повидимому считать, что связь леталей с хромосомными перестройками и значительная частота транслокаций представляют собой явления, специфичные лишь для мутационного процесса, вызываемого Х-лучами.

Резюмируя все изложенное, можно, повидимому, утверждать, что мутационный процесс, протекающий под воздействием Х-лучей, не является лишь «ускоренным» спонтанным мутационным процессом, а отличается от последнего рядом весьма существенных специфических особенностей, не имеющих места в природных условиях или в условиях, приближающихся к природным. Изучение закономерностей спонтанного мутационного процесса — одна из наиболее актуальных задач современной генетики. Однако то обстоятельство, что рентгеновский мутационный процесс качественно не эквивалентен спонтанному, не является доводом против использования Х-лучей в экспериментально-генетических исследованиях.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.

Поступило
27. I. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Алиханян, Изучение летальных мутаций в левом конце половой хромосомы у *Drosophila melanogaster*, Зоологич. журн., т. XVI, вып. 2, с. 247—279, 1937.
[2] Бельговский М. Л., Зависимость частоты транслокаций у *Drosophila melanogaster* от дозы Х-лучей, Труды Ин-та генетики АН СССР, № 11, 1937.
[3] Гольдат С. Ю., Закономерности прямого и обратного мутирования в локусах *vellox*, *achaete*, *scute*, Биолог. журн., т. V, вып. 5, с. 803—812, 1936.
[4] Дубинин Н. П., Новый тип эффекта положения генов, Биолог. журн., т. V, вып. 5, стр. 850—874, 1936.
[5] Дубинин Н. П. и Сидоров Б., Зависимость между действием гена и его положением в системе, Биолог. журн., т. III, с. 307—331, 1934.
[6] Дубинин, Н. П., Гептнер, М. Л., Демидова З. А. и Дьячкова Л. И., Генетическая структура популяций и ее динамика, Биолог. журн., т. V, вып. 6, с. 939—976, 1936.
[7] Келлер Б. А. Дарвинизм в СССР, Под знаменем марксизма, № 10, с. 70—76, 1937.
[8] Косиков К. В., Новая дупликация в Х-хромосоме *Drosophila melanogaster* и ее эволюционное значение, Доклады АН СССР, т. III (XII), № 6, с. 297—300, 1936.
[9] Оффермаи К., Эффект положения и его значение для генетики, Изв. АН СССР, т. I, с. 129—152, 1935.
[10] Сахаров В. В., Иод как химический фактор, действующий на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*, Биолог. журн., т. II, вып. 4—5, с. 414—418, 1933.

[11] Сахаров В. В., Цитологическое изучение леталей половой хромосомы, Доклады АН СССР, т. IV (IX), № 1—2, с. 85—86, 1935.
[12] Тимирязев К. А., Чарльз Дарвин и его учение, Сельхозгиз, Москва 1937.
[13] Фризен Г., Рентгеноморфозы у *Drosophila*, Биолог. журн., т. IV, № 4, с. 687—706, 1935.
[14] Altenburg E., The production of mutations by ultra-violet light, Science, vol. 78, p. 587, 1933.
[15] Altenburg E., The artificial production of mutation by ultra-violet light, Americ. Nat., vol. 68, pp. 401—507, 1934.
[16] Demerec M., Relationship between various chromosomal changes in *Drosophila melanogaster*. Cytologia, Fujii Jub. vol., pp. 1125—1132, 1937.
[17] Dobzhansky Th., Position effects on genes, Biolog. Reviews, vol. 11, pp. 364—384, 1936.
[18] Gordon C., An analysis of two wild *Drosophila* populations, Americ. Nat., vol. 69, pp. 381—382, 1935.
[19] Grüneberg H., Gene doublets as evidence for adjacent small dublications in *Drosophila*, Nature, vol. 140, p. 932, 1937.
[20] Jollos V., Studium zum Evolutionsproblem. I. Über die experimentelle Hervorrufung und Steigerung von Mutationen bei *Drosophila melanogaster*, Biolog. Zentrbl., Bd. 50, SS. 541—554, 1930.
[21] Jollos V., Die experimentelle Auslösung von Mutationen und ihre Bedeutung für das Evolutionsproblem, Naturwissenschaften, Bd. 19, SS. 171—177, 1931a.
[22] Jollos V., Gerichtete Mutationen und ihre Bedeutung für Evolutionsproblem, Biol. Zentralbl., Bd. 51, SS. 137—140, 1931 b.
[23] Jollos V., Weitere Untersuchungen über die Auslösung erblicher Veränderungen bei *Drosophila melanogaster*, Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd., 62, SS. 15—23, 1932.
[24] Jollos V., Die Übereinstimmung der bei *Drosophila melanogaster* nach Hitzeeinwirkung entstehenden Modifikationen und der Mutationen, Naturwissenschaften, Bd. 21, SS. 831—834, 1933.
[25] Jollos V., Inherited changes produced by heat treatment in *Drosophila melanogaster*, Genetica, vol. 16, pp. 476—494, 1934.
[26] Jollos V., Sind Dauermodifikationen, «Schwachmutationen» und der «Parallelismus von Modifikationen und Mutationen» eine Stütze für das lamarckistische Prinzip? Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., vol. 69, SS. 418—425, 1935 a.
[27] Jollos V., Studium zum Evolutionsproblem, Biol. Zentrbl., Bd. 55, SS. 390—436, 1935 b.
[28] Muller H. J., The problem of genic modification, Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. (Supl. Bd. 1, 1928), pp. 234—260, 1927.
[29] Muller H. J., Altenburg E., The frequency of translocations produced by X-rays in *Drosophila*, Genetics, vol. 15, pp. 283—311. 1930.
[30] Muller H. J., Prokofyeva A. A. and Raffel D., Minute intergenic rearrangement as a cause of apparent gene mutation, Nature, v. 135, pp. 253—265, 1935.
[31] Oliver C. P. An analysis of the effect of varying the duration of X-ray treatment upon the frequency of mutations, Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbungsl., Bd. 61, SS. 447—488, 1932.
[32] Oliver C. P., Radiation genetics, Quart. Review Biol., vol. 9, pp. 381—408, 1934.
[33] Ssacharow W. E., Jod als chemischer Factor, der auf den Mutationsprocess von *Drosophila melanogaster* wirkt, Genetica, vol. XVIII, 3/4, pp. 193—216, 1936.
[34] Stadler L. J. and Sprague G. F., Genetic effects of ultra-violet radiation in maize. III. Effects of nearly monochromatic 2537, and comparison of effects of X-ray and ultra-violet treatment, Proc. Nat. Acad. Sci., vol. 22, № 10, pp. 581—91.
[35] Stadler L. J. and Sprague G. F., Contrasts in the genetic effects of ultra-violet radiation and X-rays, Science, vol. 85, pp. 57—58, 1937.
[36] Timofeeff-Ressovsky N. W., The experimental production of mutations, Biol. Rev., vol. 9, pp. 411—457, 1934.
[37] Timofeeff-Ressovsky N. W., Experimentalle Mutationsforschung in der Vererbungslehre, Verl. Th. Steinkopf, Dresden, 1937.
[38] Timofeeff-Ressovsky N. W., Zimmer K. G. und Delbrück M., Über die Natur der Genmutation und der Genstructur. IV. Theorie der Genmutation und der Genstruktur, Nachrichten V. d. Ges. d. Wissenschaft zu Göttingen, Bd. 1, SS. 234—241, 1935.

Jul. KERKIS. IS THE SPONTANEOUS MUTATION PROCESS IDENTICAL TO THAT INDUCED BY X-RAYS?

SUMMARY

The present paper is devoted to an analysis of the problem as to whether the mutation process occurring in nature is qualitatively identical to or different from that induced by X-rays. As indices by which, with the present state of our knowledge, we may compare qualitatively the mutation processes taking place under different external conditions, we have taken the following three: (1) character of mutation process — directed or fortuitous; (2) ratio between the frequency of lethal and visible mutations; and (3) ratio between the frequency of point or gene mutations and different chromosome rearrangements.

A review is given of published data showing that mutations occur purely by chance and are not at all directed. In this connection it is necessary to distinguish between the mutation process as a whole (i. e., occurring throughout an entire population and participated in by thousands of separate genes) and the mutating of each single gene, depending on the structure of the latter. It is shown that the mutation process is directed only in the sense that in each given species there may arise only such mutant characters for the realization of which there is the necessary physiological mechanism. Consequently, the diversity of possible mutations within a species is not infinite, but is limited by all the preceding evolutionary development of the species.

The writer examines a number of facts which, at first glance, seem to require for their explanation the existence of definitely directed hereditary variation, and shows that the mutation process appears to be directional only because of the selection of chance hereditary changes (mutations). On the basis of theoretical suppositions and published data he concludes that, as regards the mutation process not being directed the process occurring in nature and that induced under laboratory conditions by various artificial agents are, apparently, identical.

As regards the ratio between the frequency of lethal and visible mutations, the view is expressed that the lack of data establishing the specificity of this index for mutation processes occurring as an effect of different agents cannot be considered as definitely proving that this ratio is constant and cannot be shifted toward an increase in the number of non-lethal mutations at the expense of lethal ones.

The writer cites facts which quite convincingly show that the ratio between point or gene mutations and different chromosome rearrangements may be specific for different factors inducing mutations. In respect to this index in particular there exist undoubted differences between the mutation process induced by X-rays and that occurring spontaneously.

The writer emphasizes the importance of conducting investigations for the purpose of studying the qualitative and quantitative regularities in mutation processes occurring in nature and under laboratory conditions but induced by agents the existence of which is possible in nature.

Received
27. I. 1938.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Л. А. ПОРТЕНКО

НОВЫЕ ПОДВИДЫ ПЕНОЧКИ-ТАЛОВКИ (*PHYLLOSCOPUS BOREALIS*)

Статья «Новые подвиды пеночки-таловки» представляет систематическую ревизию подвидов *Phylloscopus borealis* на основе изучения коллекционных материалов Зоологического института Академии Наук, Московского зоологического музея, Арктического института и др. Даются точные диагностические признаки и распространение каждой формы. Исправляются ошибки в синонимике и описываются две новые формы. Работа коренным образом меняет существовавшие представления о географических расах этой птицы.

Существующее деление *Phylloscopus borealis* (Blasius) на подвиды нельзя признать удовлетворительным. Большая часть описанных до настоящего времени форм была установлена на зимних экземплярах, что при тонкости отличий исключало возможность точно установить места их гнездовий. Кроме того сами по себе отличия, сводившиеся в большинстве случаев к цветовым, нивелировались от времени, так как окраска музейных экземпляров выцветала при длительном хранении. Если к этому прибавить, что оттенки окраски изменяются также по мере изнашивания оперения, то станет ясным, как трудно подобрать хорошо сравнимый материал для птицы, и без того немногочисленной в наших коллекциях. Основой для предпринятой мною обработки послужила прежде всего коллекция Зоологического института Академии Наук СССР, за доступ к которой я обязан как директору ЗИН академику С. А. Зернову, так и заведывающему Орнитологическим отделением П. В. Серебровскому. Тем не менее одного этого материала оказалось недостаточно, и я воспользовался сериями пеночек-таловок в коллекции покойного академика П. П. Сушкина, в коллекции Московского зоологического музея (откуда мне прислал экземпляры Г. П. Дементьев) и, наконец, мною лично собранной серией в Анадырском крае и на Чукотском полуострове в экспедиции Всесоюзного арктического института. Поэтому уместно предупредить всех тех, кому случится в ближайшее время проверять мои подвиды на материале ЗИН, что без дополнительных мною перечисленных материалов подтвердить с полной достоверностью устанавливаемые мною отличия вряд ли представится возможным. Подмеченные мною отличия в окраске вполне реальны, хорошо видны на сериях недавно добытых экземпляров при условии сравнения отдельно добытых весною, в середине лета и в свежем осеннем оперении. Экземпляры, пролежавшие в коллекции

свыше 10—15 лет, должны быть изъяты из сравнения как поблекшие и пожелтевшие; равным образом должны быть отброшены попытки к сравнению экземпляров большой, но одинаковой давности, потому что выцветание зависит не от времени, а от разных реагентов, действующих в разное время. По этим причинам типы старых описаний, повидимому, безвозвратно утеряли свои признаки отличий, ограниченных оттенками в окраске. На основании своей ревизии я устанавливаю следующие географические расы или подвиды таловок.

1. *borealis* (Blas.)

1858. *Phyllopneuste borealis*. Blasius: «Briefliche Mitteilungen über Helgoland», Naumannia, 8, S. 313—315. Тип описания добыт на Охотском море, 59°38′ с. ш. и 147°30′ в. д., 15 сентября. Длина крыла 2″ 5·4‴ = 6.45 см.

1860. *Phylloscopus sylvicultrix*. Swinhoe: «The Ornithology of Amoy», Ibis, p. 53. Очень многочисленна в Амое весной, но не гнездится. Длина крыла 2.5 д. = 6.35 см.

1860. *Sylvia flavescens*. Gray: «List of Birds collected by Mr. Wallace at the Molucca Islands». Proceedings of the Zoolog. Soc. of London, p. 350. Длина крыла 2″6‴ = 6.60 см.

1869. *Phyllopneuste kennicotti*. Baird: «On Additions to the Bird-Fauna of N. America etc.», Transactions of the Chicago Academy of Sciences, vol. I, p. 313, plate XXX.

К этой форме я отношу пеночек-таловок, населяющих северную Якутию, Анадырский край, Чукотский полуостров и Аляску, так как считаю наиболее вероятным, что экземпляр, послуживший Блазиусу для описания и залетевший на пароход в северной части Охотского моря 15 сентября, т. е. в пролетное время, представлял пролетную особь с северо-восточной оконечности Азиатского материка. У камчатских особей более длинное крыло.

В свежем осеннем оперении и на недавнем коллекционном материале хорошо отличается от других материковых форм буро-оливковым отливом верхней стороны тела и желто-охристым тоном бровей. По окраске ближе к европейским. Весенние экземпляры зеленее уссурийских. Как видно на недавно мною добытой серии, анадырские и чукотские пеночки-таловки друг от друга по окраске не отличимы. Аляскинских в свежем осеннем оперении у меня не было.

Длина крыла в общем та же, что у европейских и уссурийских: у анадырских и чукотских самцов 6.78—6.47 см, в среднем из 16 случаев — 6.61, у двух самок — 6.26 и 6.11, в среднем — 6.18 см. Экземпляр самца из Upper Nome River отличается более длинным крылом — 6.82 см. В описании *kennicotti* Бэрда длина крыла у его экземпляра, измеренного до препаровки, — 6.35 см (2.50 д.); в препарированном виде — 6.10 (2.40). По Риджвею (Birds of N. & M. America, p. III. 1904, p. 697), 7 аляскинских экземпляров без различия пола имеют длину крыла 6.2 см, а 6 из Камчатки и Командорских островов — 6.85. Таким образом надо думать, что имевшийся у меня в руках единственный экземпляр из Аляски случайно оказался с наиболее длинным крылом.

Гнездовая область этой формы обнимает западные части Аляски (St. Michael, Nushagak, Alloknagik River, Kowak River etc.), Чукотский полуостров, Анадырский край и северную Якутию на запад, может быть до Оленска. К сожалению, экземпляры ЗИН с Колымы, Яны,

низовьев Лены и Оленска настолько давние, что для меня исключается возможность практически провести западную границу распространения типичной формы.

2. *xanthodryas* Swinh.

1863. *Phylloscopus xanthodryas*. Swinhoe: «Catalogue of the Birds of China...», Proceedings of the Zoolog. Soc. of London, p. 296. Описана по апрельскому экземпляру из Амоя. Длина крыла 2.9 д. = 73.66 мм, что непосредственно указывает на самую длиннокрылую форму, каковой является камчатская.

1913. *Phylloscopus borealis examinandus*. Stresemann: «Ornithologische Miszellen aus dem Indo-Australischen Gebiet». II Teil, Novitates Zoologicae, v. XX, S. 353. Описана по зимующим экземплярам как более крупная и более ярко зеленая, чем типичная *borealis*. Тип из Бали, III. 1896. Длина крыла у двух самцов из Бали 72 и 76 мм.

Хорошо отличается от всех других подвидов большими размерами крыла: у самцов 7.32—6.88, в среднем из 13 случаев — 7.06; у самок — 6.78—6.60, в среднем из 3 случаев — 6.70 см По окраске зеленее уссурийских и более насыщенного зеленого тона, чем забайкальские.

Изучены гнездовые экземпляры с Камчатки, острова Медного и острова Парамушир. В коллекции ЗИН есть экземпляр Сибома из Fusi, Japan, от 4.VII (см. замечание Hartert'a к Ergänzungsband о горах Японии).

3. *hylebata* Swinh. *(xanthodryas* apud Pleske, Hartert etc*)*

1860. *Phylloscopus hylebata*. Swinhoe: «Ornithology of Amoy», Journal of the Asiatic society of Bengal, p. 265. Описана из Амоя, похожа на *sylvicultrix-borealis*, но бровь и низ тела желтее, длина крыла 2.6 д. = 6.60 см.

Признак более желтой окраски и небольшая длина крыла дают мне основание отнести это имя к уссурийским таловкам. Выступание первого махового крыла над кроющими у этого подвида действительно наблюдается чаще, но не является надежным признаком, потому что нередко первое маховое не доходит до края кроющих. Очень хорошо отличается желто-оливковым оттенком в окраске верхней стороны тела, особенно заметным на свежедобытых экземплярах.

Длина крыла у концов 6.78—5.96, в среднем из 17 случаев — 6.56; у самок 6.47—6.06, в среднем из 5 случаев — 6.21.

Изучены гнездовые экземпляры с острова Уруп и хребта Сихотэ-алинь в Уссурийском крае. Судя по ранней дате, I.VI, экземпляры с Зеи, притока Амура, нельзя признать безусловно местными, но это очень вероятно. К этому подвиду, повидимому, относятся также экземпляры, добытые на склонах или в ближайших окрестностях Алашаньского хребта. Они останавливают на себе внимание более бледным оливковым оттенком окраски и вместе с тем поздними датами нахождения (см. Бианки, Ежегодник Зоол. муз. Ак. Наук, XX, 1915, стр. 43). Также длина крыла у них несколько побольше, как показано далее при перечислении местонахождений: 1) Гун-усу-худук (восточный склон Алашаньского хребта или близ него) 13.VI. 1908♂; 6.73; 2) Уургин-худук (сев. часть Алашаньского хребта) 29.V. 1908♂; 6.92; 3) АлашаньV ♂; 6.82; 4) оазис Дын-юэн-ин (ущелье Цзосто ?) 5.VI.1908♀;

6.42; 5) Бургустэн-гол (северная часть Алашаньского хребта) 31.V 1908 ♀; 6.37; 6) юго-восточная Монголия ♀; 6.37. К сожалению, даты таковы, что не дают абсолютно полной уверенности в гнездовании здесь таловок, но я не вижу в этом чего-либо невозможного, так так на Алашаньском хребте найдено немало элементов таежной фауны (см. замечания А. П. Семенова-Тянь-Шанского в книге П. К. Козлова: «Монголия и Амдо и мертвый город Хара-хото», 1923, стр. 208 и глава VIII).

4. *transbaicalica* subsp. nova

Диагноз: In vestimento autumnale supra colore cinerascente nec flavescenti-viride a ceteris subspeciebus bene differt. Terra typica: Regio Transbaicalensis. Typus: ♂, г. Борзя, ю.-в. Забайкалье, 13.VI.1925, coll. Б. Штегман. Paratypus: ♀, р. Халхын-гол, северо-западная Монголия, 3. IX. 1928, coll. А. Иванов. Оба в коллекции ЗИН.

В свежем осеннем оперении отличается более серовато-зеленым тоном окраски. Майские экземпляры серее, июльские грязного светлосерого цвета. Желтоватый цвет бровей у осенних экземпляров выцветает к следующему лету до белого. Длина крыла у самцов 6.87—6.10 см, в среднем из 40 случаев — 6.58; у самок — 6.51—5.93, в среднем из 14 случаев — 6.22 см.

Изучены гнездовые экземпляры из северной Монголии (р. Керулен, Хангай, озеро Шера-нур), Забайкалья (Борзя, Хамардабан, Лиственничное на ю.-з. Байкале), Яблонового хребта (Оконон, Холодникан в верховьях Тимптона) и Якутского округа. Повидимому, в верхнем течении Нижней Тунгуски встречаются переходы к следующему подвиду.

5. *talovka* subspecies nova

Диагноз: Magnitudine coloreque *boreali* et *transbaicalico* valde similis, sed supra colore viride clariore et puriore a *boreali* differt, eodem intenso flavescenti-viride a *transbaicalico* distinguenda est. Terra typica: montes Riphaeae. Typus: ♂, верх. теч. р. Сёртынья, с. Урал, 29. VI. 1928, coll. Л. Портенко, в коллекции ЗИН. Paratypus: р. Щугор, приток Печёры, 20 км от д. Усть-Паток, 8. VIII. 1929, coll. А. Дмоховский, в коллекции Московского зоологического музея.

По размерам и окраске близка к *transbaicalicus* и *borealis*. От первой отличается более насыщенным желтовато-зеленым тоном верхней стороны тела соответственно в весеннем и осеннем оперении, от второй—более яркой и чистой зеленой окраской в тех же нарядах. Окраска бровей светлее, чем у *borealis*, и желтее, чем у *transbaicalicus*. Длина крыла у самцов 7.12—6.38, в среднем из 48 случаев—6.73 см; у самок—6.51—6.10, в среднем из 17 случаев—6.34.

Гнездовая область этой формы расположена в северной таежной полосе от Скандинавии до нижнего течения Енисея, Нижней Тунгуски и Байкала, также — в Минусинском крае и на хребте Танну-ола.

L. A. PORTENKO. NEW SUBSPECIES OF EVERSMANN'S WARBLER (*PHYLLOSCOPUS BOREALIS*)

My revision of the forms of Eversmann's Warbler is based on the series of specimens in the collections of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences, of the Moscow Zoological Museum, of the

Arctic Institute, and in the private collection of the late professor P. P. Soushkin. In comparing series for the purpose of establishing differences in coloration, I exclusively made use of recent specimens which had been obtained not more than 10—15 years ago. Long preservation usually greatly modifies the coloration of the skins of this species. It is also necessary to compare separately birds in spring, summer, and fresh autumn plumage.

I distinguish the following subspecies.

1. *borealis* (Blas.)

As the type described by Blasius was collected in the northern part of the Okhotsk Sea I refer to this form the warblers inhabiting Northern Yakutia, Anadyr Land, the Chukchee Peninsula, and Alaska. In fresh autumn plumage one clearly distinguishes the olive-brown tinge of the upper side of the body and the yellow-ochrous hue of the eye-streak. In coloration it is closer to the European forms. Length of wing of the Anadyr and Chukchean males, 6.78—6.47 cm, the average for 16 specimens being 6.61 cm. Two females showed 6.26 and 6.11 cm, 6.18 cm being the average.

The western limit of their range probably lies along the Olensk River.

2. *xanthodryas* Swinh.

Under this name Swinhoe described a specimen of Eversmann's warbler from Amoy in spring plumage and with length of wing, 2.9 inches = 73.66 mm. Such large sized wings directly point to the type being a specimen of the Kamchatka form of the warbler which is distinguished by the longest wing. The subspecies *examinandus* Stres. is thus a synonym (of *xanthodryas*). The length of wing in the males ranges from 7.82 to 6.88 cm, the average for 13 specimens being 7.06 cm; in the females the corresponding length is 6.78 — 6.60 cm, the average for 3 specimens being 6.70 cm. In coloration this form is more green than the Ussurian, and of a more intense green hue than the Transbaikal specimens.

Breeding specimens have been examined from Kamchatka, Copper (Medny) Island, and the Paramushir Island. One specimen is from Fusi, Japan, collected July 4.

3. *hylebata* Swinh.

The yellower coloration, given as the distinguishing character in the description of this form, permits of calling by this name the Eversmann's Warblers of Ussuri. The projection of the first primary over the wing coverts is more frequent, but not constant in this subspecies. This form is very easily distinguished by the olive-yellow tinge in the colour of the upper parts of the body in corresponding plumages. Length of wing in the males is from 6.78 to 5.96 cm, the average for 17 specimens being 6.56 cm; in the females the length is 6.47 — 6.06 cm, the average for 5 specimens being 6.21 cm.

Breeding specimens have been examined from Urup Island and the Sikhote-alin Range. North-westwards this subspecies possibly extends to the Zeya River, Amur Province. Specimens are known from the Ala-shae Range, collected in the first half of June (e. g., a male from the eastern slope, june 13, 1908).

4. *transbaicalica* subspecies nova

Diagnosis: In vestimento autumnale supra colore cinerascente nec flavescenti-viride a ceteris subspeciebus bene differt. Terra typica: Regio Transbaicalensis. Typus: ♂ Borzya, south-eastern Transbaikal. Collected by B. Stegmann, 13. VI. 1925. Paratypus: ♀ Khalkhyn-gol River, north-western Mongolia. Collected by A. Ivanov, 3. IX. 1928. Both specimens are in the collections of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences.

This subspecies is distinguished in fresh autumn plumage by the more grayish-green tinge of its coloration. May specimens gray; the July ones of a dirty light-gray colour. Yellowish colour of eye-streck fades by following summer to white. Length of wing in the male 6.87—6.10 cm., the average for 40 specimens being 6.58 cm; in the female, 6.51—5.93, the average for 14 specimens being 6.22 cm.

Breeding specimens examined from Northern Mongolia (Kerulen River; Khangai; Shera-nur), Transbaikal (Borzya; Khamardaban; Listvennichnoe, south-eastern Baikal), Yablonovyi Range (Okonon; Kholodnikan, in the headwaters of the Timpton), and Yakutsk district. In the upper course of the Nijnyaya Tunguska apparently occur intermediate specimens to the following subspecies.

5. *talovka* subspecies nova

Diagnosis: Magnitudine coloreque *borealí* et *transbaicalico* valde similis, sed supra colore viride clariore et puriore a *borealí* differt, eodem intenso flavescenti-viride a *transbaicalico* distinguenda est. Terra typica: montes Riphaeae. Typus: ♂ headwaters of the Sertynya, Northern Ural. Collected by L. Portenko, 29. VI. 1928. In the Collection of the Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences. Paratypus: ♀ Shchugor River, affluent of the Pechora, 20 klm. from Ust-Patok village. Collected by A. Dmokhovski, 8. VIII. 1929. In the collections of the Moscow Zoological Museum.

In size and coloration this subspecies is close to *transbaicalicus* and *borealis*. Differs from the first in the more intense yellowish-green hue of the upper parts of the body in spring and autumn plumage respectively; from the second, in the brighter and pure green coloration of the same parts in corresponding plumages. Colour of eye-streck lighter than in *borealis*, and yellower than in *transbaicalicus*. Length of wing in males 7.12—6.38 cm, the average for 48 specimens being 6.75 cm; in females, 6.51—6.10, the average for 17 specimens being 6.84.

The breeding region of this form lies in the northern taiga zone from Scandinavia to the lower course of the Yenesei, the Nijnyaya Tunguska and the Baikal; breeding birds also occur in Minusinsk Province and in the Tannuola Range.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Л. А. ПОРТЕНКО

ОБЗОР ПОДВИДОВ КАМЕНКИ *OENANTHE OENANTHE* (L.), НАСЕЛЯЮЩИХ ТЕРРИТОРИЮ СССР

Статья «Обзор подвидов каменки в СССР» является результатом обработки очень большого коллекционного материала в количестве 826 шкурок. На нем удалось точно выяснить как подвиды каменки, населяющие территорию СССР, так и их распределение. Для вновь устанавливаемой арктической формы используется старое название *oenanthoides* (Vig.). Статья представляет сжатую, но полную ревизию подвидов, обитающих у нас, и подчеркивает зоогеографическое значение особенностей их распространения и миграций.

Подвидовая систематика каменок, как это отметил и Hartert, представляет значительные трудности. Лучшим отличительным признаком является окраска, но она различна у обоих полов, у молодых и старых, разнится по временам года и нарядам, а кроме того изменяется от давности в музейных условиях хранения. Я изучил большой материал, преимущественно в коллекции ЗИН Академии Наук СССР [1], покойного академика П. П. Сушкина, моей личной и некоторых других, всего в количестве 826 шкурок. При этом я разделил весь материал на отдельные серии соответственно полам, возрастам и нарядам, получив таким образом 8 рядов. Внутри каждого из них шкурки были разложены в одинаковом географическом порядке. Сравнивая ряды, я без труда подметил, что: 1) каменки, приуроченные к тундровому ландшафту, окрашены наиболее темно и резко отличаются от подвидов, распространенных южнее, которые отличаются друг от друга в меньшей мере; 2) посветление в окраске не идет к югу постепенно, и подвиды в своих ареалах относительно однотипны по окраске. Иначе обстоит дело с размерами крыла. На западе Палеарктики каменки мельче и с более короткими крыльями, чем на востоке, но эта изменчивость настолько трансгрессивна, что может быть оценена лишь как частная особенность, независимая от подвидовой принадлежности. Цветовые отличия лучше всего видны на осенних молодых птицах, хуже на летних самках, но во всех разложенных мною 8 рядах они совпадали в отношении каждого подвида. Другими словами, например, темная форма из тундры оказывалась таковой отдельно среди самцов, самок, молодых осенних и глудовых и т. д. Тем не менее попадались экземпляры светлые среди особей темного подвида, которые являлись

[1] Использованием этого материала я обязан акад. С. А. Зернову и П. В. Серебровскому.

исключением и противоречили устанавливаемым отличиям, но их было сравнительно очень немного. Таким образом ниже разбираемые мною подвиды я считаю за вполне реальные географические расы, правда, различаемые с известными трудностями и главным образом на больших сериях.

1. *oenanthoides* (Vigors)

Во всех нарядах соответственно темнее прочих. У молодых осенних особей окраска верхней стороны приближается к тону между Bister и Snuff Brown (Ridgway's Color Standards, pl. XXIX), т. е. коричневато-бурого цвета. Каймы на третьестепенных маховых и больших кроющих крыла сравнительно узкие. Нижняя сторона окрашена интенсивней. Концевая черная полоса на хвосте шире, чем у других подвидов. У старых самцов белого на лбу и бровях меньше. Длина крыла в разных участках ареала подвержена колебаниям, как видно из нижеследующих промеров.

Участки ареала	У старых весенних и летних самцов	У молодых осенних самцов	У старых весенних и летних самок
На Кольском полуострове	9.73; 9.73; 9.65; 9.59; 9.57; 9.50; 9.38; 9.37; 9.30; 9.18	9.82; 9.47; 9.44	9.16; 9.10; 9.05
От Белого моря до Урала	9.78; 9.43; 9.32	9.92; 9.53; 9.47	9.49; 9.18
От Оби до Енисея	—	9.64; 9.30	9.66; 9.27
От Енисея до Колымы . .	—	9.94; 9.91; 9.78; 9.77; 9.76; 9.75; 9.66; 9.66; 9.62; 9.62; 9.60; 9.56	9.67; 9.31; 9.20
В Анадырском крае и на Чукотском полуострове	9.99; 9.98; 9.95; 9.92; 9.89; 9.89; 9.82; 9.81; 9.78; 9.73; 9.66	9.55; 9.48; 9.35; 10.50; 10.07; 9.88; 9.79; 9.71; 9.70; 9.65; 9.50; 9.44	9.76; 9.44; 9.41

Распространение: южные части тундры и лесотундра от Кольского полуострова до Аляски включительно. Изучены гнездовые экземпляры в количестве свыше 100 с Мурманского берега, Хибинских гор, Беломорского побережья у р. Онеги, из окрестностей Сегозера в б. Олонецкой губернии (отсюда, впрочем, не вполне достоверно гнездовый экземпляр), с Полярного Урала к югу до Сухой Сыньи, с р. Содь и Холанг-иоган, с побережья Тазовской губы, Гыданской тундры, побережья Енисейского залива под 72° с. ш. и с острова Диксон, с Боганиды и Яму-тариды на Таймыре, с Булуна, Яны, Чукотского полуострова и, наконец, с Аляски, в частности с острова Стефенса в Нортон-сунде.

Два экземпляра из Аляски почти столетней давности (18.VIII 1843). При сравнении их с экземплярами почти такой же давности из азиатских частей Палеарктики я не могу их отличить, поэтому называю отличаемый мною подвид именем *oenanthoides*, данным Vigors'ом для каменок с с.-з. побережья С. Америки.

leucorhoa (Gm.)

Два пролетных экземпляра, бывших в моих руках, по окраске похожи на *oenanthoides*, в частности на моих чукотских, но крупнее. Длина крыла у самца 10.02 см, у самки — 9.95.

Распространена на Лабрадоре и в западной Гренландии. Пролетает через Фарерские, Шетландские и Британские острова, Францию и Канарские острова в западную Африку, Сенегал и Гамбию.

Подвид *schioleri*, описанный Salomonsen'ом (Ibis, 1927, p. 202) для восточной Гренландии, Исландии и Фарерских островов, я не мог проверить за отсутствием экземпляров. Вероятно он занимает промежуточное положение между *leucorhoa* и *oenanthoides*, находясь в одном ряду арктических форм.

2. *oenanthe* (L.)

Во всех нарядах соответственно светлее, чем *oenanthoides*, будучи по окраске ближе к следующим более южным подвидам. Цвет оперения верхней стороны у осенних первогодок приближается к Saccardo's Umber. Длина крыла в среднем несколько меньше, чем у других подвидов.

Распространение: от Скандинавии до Якутии, из которой видел хорошо распознаваемые осенние пролетные экземпляры. Северная граница определяется следующими пунктами: Hatfielddalen в С. Швеции, б. Ленинградский уезд, Кинешемский уезд б. Костромской губернии, Орловский у. б. Вятской губ., Байкит на Подкаменной Тунгузке, Жиганск и Верхоянск. К югу этот подвид распространен по крайней мере до б. губерний Подольской, Киевской, Харьковской, до Оренбурга, Киргизских степей, Омска и Ачинска. Всего изучено свыше 250 экземпляров.

3. *argentea* (Lönnb.)

По окраске наиболее светлая форма. Белый цвет сильно распространен на лбу и бровях, а также на рулевых, почему черная концевая полоса на хвосте уже. Цвет оперения верхней стороны у осенних первогодок между Sayal Brown и Snuff Brown. На третьестепенных маховых и кроющих крыла каймы очень широкие.

Распространение: Туркестан, Закаспийская область, Восточный Тян-Шань, Тарбагатай, Алтай и Монголия. Северная граница определяется пунктами: р. Иргиз, Омск, Семипалатинск, Красноярск, Нижнеудинск, Верхнеудинск, Чита, Сретенск. На восток — до селения Тундзя-Индзя на Южном Хингане. В Монголии распространена к югу до Гобийского Алтая (Духду-Сайхан) и, как сказано, В. Тян-Шаня. Всего изучено 250 экземпляров.

4. *rostrata* (Ehrb. & Hempr.)

Летние самцы и самки по тону серой окраски верхней стороны похожи на *oenanthe*, но черные партии окрашены гуще и сочнее. Первогодки в осеннем оперении темнее, чем *argentata*, и светлее, чем *oenanthe*, и отличаются характерным оттенком, скорее коричневатым, чем оливковым. Многие особи при непосредственном сличении кажутся более большеклювыми, но промеры клюва от ноздри не дают резких отличий.

Распространение: Иран (Лареджан, Мазандеран, Кафиширин, Баджистан), Закавказье (Баку, Карсская область), Курдистан. Повидимому, эта форма распространена и на Кавказе, по крайней мере к северу до главного хребта, но в изученной серии преобладали пролетные особи. Всего изучено около 100 экземпляров.

Каменок из Крыма, Малой Азии (Смирна), Греции и Албании, повидимому, можно объединить по светлой окраске, но точно определить их не представляется возможным за недостатком материала.

Таблица измерений длины крыла	Летние самцы				Осенние самцы				Летние самки			
	максимум	минимум	среднее	число промеров	максимум	минимум	среднее	число промеров	максимум	минимум	среднее	число промеров
1. *leucorhoa*	—	—	10.02	1	—	—	—	—	—	—	9.95	1
2. *oenanthoides*	9.99	9.18	9.63	32	10.50	9.24	9.66	32	9.76	9.05	9.38	14
3. *oenanthe*	9.91	9.02	9.47	38	9.98	9.09	9.51	34	9.58	8.70	9.15	30
4. *argentea*	10.16	9.30	9.69	68	9.93	9.34	9.71	29	9.63	8.92	9.32	23
5. *rostrata*	10.22	9.33	9.64	29	9.61	9.22	9.44	6	9.72	8.95	9.30	16

Изучение распространенных подвидов каменки небезынтересно в следующих отношениях. Оно показывает нам прежде всего, что каменка далеко не безразлична к населяемым ею ландшафтам, и, например, арктическому ландшафту свойственна комплексом близких форм. С Арктикой, следовательно, она связана глубже, чем это можно было думать до сих пор. Ее отсутствие в центральных участках Арктической Америки и направление путей пролета к Африке весьма определенно указывают на пути ее проникновения в Арктику в прошлом. Странно, но тем не менее вполне достоверно, что африканский пустынный элемент заключал в себе родоначальника одной из арктических птиц. На пути расселения каменки обратил внимание еще L. Stejneger («On the wheatears *(Saxicola)* occurring in North America», Proceedings of the U. S. Nat. Museum, vol. XXIII, p. 473 — 481, Washington, 1901), но его заключение, что путь Гренландия—Исландия—Великобритания древнее пути Аляска—Чукотский полуостров — и далее на запад, может быть поставлено под сомнение, поскольку мы теперь знаем, что вторым путем летит не типичная *oenanthe*, а тундровый подвид *oenanthoides*, очень близкий к *leucorhoa*.

L. A. PORTENKO. A REVIEW OF THE SUBSPECIES OF THE WHEATEAR, *OENANTHE OENANTHE* (L.), INHABITING THE TERRITORY OF THE U.S.S.R.

The subspecific systematic of the Wheatear is fraught with considerable difficulties owing to the differences in coloration associated with sex, age and season of the year. The coloration, moreover, becomes considerably modified from prolonged preservation under museum conditions.

The examination of 826 specimens has enabled me to establish first of all that: (a) the Wheatear from the tundra lifezone is the darkest in colour and differs more markedly from the southern races than they

differ from each other; (b) The paling in coloration observed in examining the forms arranged in their geographical order from the north southwards is not gradual, the subspecies of each range being relatively homogenous as regards tints of coloration.

In large series I really distinguish the following subspecies:

1. *oenanthoides* (Vigors)

Darker in comparison with the other subspecies. The colour of the upper parts of the autumn young being between bister and snuff brown (Ridgway's Color Standards, pl. XXIX). Margins on innermost secondaries and greater wing-coverts narrow. Coloration of the under parts more intense. Black band on end of tail wider. Less white above the eye on the forehead of males. Length of wing in males 10.50—9.18 cm, in females 9.78—9.05 cm. These dimensions increase eastwards very transgressively.

Range.—Southern parts of the tundra and forest-tundra from the Kola Peninsula to Alaska inclusively.

leucorhoa (Gm.)

Two specimens, examined by me, resemble the preceding form in coloration but appear to be larger. Length of wing in the male 10.02 cm. and in the female 9.95 cm.

Range.—Labrador and West Greenland.

I have not had specimens of the subspecies *shioleri* Salom at my disposal. In the series of Arctic forms this subspecies probably occupies an intermediate position between *leucorhoa* and *oenanthoides*.

2. *oenanthe* (L.)

In all plumages paler than *oenanthoides*. In the autumn young the colour of the upper parts is close to Saccardo's umber. Wing, in the average, somewhat shorter than in the other subspecies.

Ranges from Scandinavia to Yakutia. Northern limit, as defined by the localities of the specimens examined, is North Sweden, Leningrad, Kineshma, Vyatka, Podkamennaya Tunguska, Zhigansk, and Verkhoyansk; the southern limit is correspondingly marked by the localities: Podolia, Kharkov, Orenburg, Kirghiz steppes, Omsk, and Achinsk.

3. *argentea* (Lönnb.)

The lightest form in coloration. More white on fore-head and eye-streaks, black band on end of tail narrower. In the autumn young the colour of the upper parts between sayal brown and snuff brown. Margins of innermost secondaries and wingcoverts very broad.

Range.—Turkestan, Transcaspian province, Eastern Tyan-Shan, Tarbagatai, Altai, and Mongolia. Northern limit determined by the localities: Irgiz River, Omsk, Semipalatinsk, Krasnoyarsk, Nizhneudinsk, Verkhneudinsk, Chita and Sretensk. Eastwards it extends to Tundzya-Indzya settlement in the Southern Khingan. In Mongolia it spreads southward to Dukdu-Saikhan in the Gobi Altai.

4. *rostrata* (Ehrb. & Hempr.)

Coloration of the upper parts of summer males and females as in *oenanthe*, the black parts, however, being more intense. Autumn young

darker that in *argentea* and lighter than in *oenanthe*; with a peculiar olive hue.

Range.— Iran, Trans-Causasus, Kurdistan. Perhaps extends northwards till the main Caucasus mountain range. Material for the Crimea absent.

The Russian text (page 34) contains measurements of the length of wing (maximum, minimum, average, and number of specimens measured) consecutively for the summer males, autumn males, summer females of the different subspecies.

Our study of the geographical races of the Wheatear has led us to some interesting conclusions, in particular, to the fact that two forms are proper to the Arctic, with which the distribution of the wheatear is much closer connected than was previously thought. The routes of migrations are most noteworthy. Whilst *leucorhoa* travels from Greenland to Africa via the British Isles, *oenanthoides* appears to follow a very long westward route in its migration from Alaska to its winter quarters in north-eastern Africa.

It is thus certain, though quite unexpected, that the African desert element had originated in the Wheatear a representative of the recent Arctic fauna.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1933
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

A. H. SEREBRYAKOV

ELEPHAS MAMMONTEUS CUVIER versus *E. PRIMIGENIUS* BLUMENBACH

The author indicates that the name *Elephas primigenius* Blumenbach (1799), the universal acceptance of which was due to an historical misunderstanding, is an indisputable nomen nudum the cause of much confusion, and must be rejected. The original name *E. mammonteus* Cuvier (1799) must be restored and as its type we must recognize the skull, described by Messerschmidt in 1724, or Adam's mammoth (Tilesius, 1815).

During his work on the history of the Zoological Museum[1] of the Academy of Sciences of the USSR the writer became interested in the Mammoth problem of the 18-th century and studied the literature beginning with the latter half of the 17-th cent. These studies led him to several unexpected conclusions[2] which form the subject of this communication.

It is first necessary, however, to establish the following fundamental facts.

1. In 1696 W. Tentzel ([12]) gave the first fully scientific (for those times) description of the «fossil elephant» unearthed in 1695 at Tonnenburg, which he strove to prove was a real elephant transported thither during the Deluge and not a «lusus naturae» nor «giants' bones,» nor the remains of a «Roman elephant.»

Only in 1888 did H. Pohlig ([11]) show that these were the *remains* of an *E. antiquus.*

2. Towards the close of the 17-th century the first information began to penetrate into Western Europe about the Siberian mammoth, whom the most educated Russians considered to be the remains of the elephants who had flourished there in former times and had perished either during the Deluge or from a change of climate (N. Witsen, 1692; Isbrand Ides, 1696; Ludolfus, 1696).

3. At the suggestion of B. N. Tatishchev and by order of Peter I energetic collections were carried out in Siberia in 1722—1725 of mammoth and other fossil bones which were later deposited in the Zoological Cabinet of the Kunst-Kammer in St. Petersburg.

4. One of the skulls then collected was brought to Irkutsk where in 1724 it was described and drawn by D. G. Messerschmidt ([8]).

---

[1] The first part up to 1745 appeared in the «Архив Истории Науки и Техники», № 9, Leningrad, 1936.

[2] These conclusions were mentioned in the paper on «the History of Mammoth Studies in the 18-th Century» read by the writer before the Scientific Meeting of the Zoological Inst. 11. XII. 1936.

On his return to Dantzig in 1730 Messerschmidt presented copies of these drawings somewhat corrected, according to J. F. Brandt's supposition (1833) together with their description to J. P. Breyne ([2]) who forwarded them in his turn to H. Sloane, President of the R. S., by whom they were published in the Phil. Trans., № 446, 1737. These first drawings of a mammoth's skull were then forgotten for almost 60 years till G. Cuvier. This historical skull, possibly, still exists in the collections of the Zoological Institute of the Academy of Sciences as № 1006.

5. During the first half of the 18-th century a number of scientists in Russia and Western Europe states the identity of the mammoth and the elephant: H. G. Duvernoy (1729), V. N. Tatishchev (1725—1730), H. Sloane (1729), J. P. Breyne and D. G. Messerschmidt (1737), J. G. Gmelin (1738—1752).

6. Buffon and Daubenton ([3]) definitely declared on the basis of a comparison of the corresponding parts of living elephants with the mammoth tusks and molars sent to the Cabinet du roi at Paris from Siberia that the mammoth and the elephant are one.

P. Pallas ([9]) stated the same thing in a series of his works beginning from 1769. He had at his disposal at the Zoological museum in St. Petersburg three whole mammoth skulls (including the one mentioned in § 4) and other bones, and also an entire skeleton of an Indian elephant for comparison.

7. Genus *Elephas* consisted in those days of one species only and the prime object of contemporary naturalists was to prove the identity of the *mammoth* and the *Elephas*, but not to inquire into their differences. We must also remember that wide limits were then allowed for variations.

8. The tubercular molar teeth of future mastodonts were first brought from North America to Paris in 1740. Buffon and Daubenton considered them to belong to a species of hippopotamus or to an elephant-like animal, but they sharply distinguished them from mammoth teeth.

9. In 1767 there arrived in London from North America a large party of various bones, mainly tusks and molars, of a then unknown animal. W. Hunter ([7]), on the basis of their comparison with the bones of existing elephants, decided that they were the remains of an extinct «carnivorous» animal (contrary to P. Collinson's opinion, 1768), which he called «a n i m a l i n c o g n i t u m». He also suggested that the Siberian mammoth and the incognitum of America were the same animal. Hunter's work surprises one by his poor knowledge of the literature, owing to which he made such an utterly unfounded suggestion.

10. P. Camper was apparently the first to establish the difference between the two species of living elephants founded on a comparison of their molars. This is represented already on his Plate dated 1787, but published in 1802 after his death by his son ([5]). He, however, communicated his discovery by letter to a number of contemporary scientists, including Blumenbach.

11. P. Camper ([4]), probably following W. Hunter (§ 9), applied the name «mammoth» to designate the diluvial animal with tubercular molars, which he first (1780) referred to the elephant, but later (1788) denied all similarity between the elephant and the mammoth, asserting that the latter had neither a trunk nor tusks.

Both these communications were printed in the Acta of the St. Petersburg Academy of Sciences and were accompanied by Pallas'notes ([10]).

explaining that the name «mammoth» is applied by the Russians to the remains of real «fossil elephants».

12. J. F. Blumenbach ([1]), in the 1-st Edition of his «Handbuch» (p. 548) refers to «fossil elephants», without any discrimination, both the remains found in Tonnenburg and other places and also the mammoth bones from Siberia. But later, under the evident influence of Hunter (§ 9) and Camper (§ 11), he gradually retreats from his former opinion. In the 3rd edition (pp. 666—667) he refers only «ein grosser Theil der sibirischen Mammutsknochen» to elephant bones, and in the 4-th Edit. already only «auch ein Theil der Sibirischen Mammutsknochen».

In the 6-th Edition of 1799, where he establishes (p. 121—122) on the basis of their molar teeth the two species of living elephants, *asiaticus* and *africanus* he places in his «Abschnitt von den Versteinerungen» (pp. 693, 697) in the category of «doubtful» animals (i. e. of animals differing in stature or other details from the living species) the remains «von einem ungeheuer grossen Elephanten *(Elephas primigenius?)* (die Vermeinten Riesenknochen unserer ehrlichen Alten); unter andern auch in Menge in Deutschland. So z. B. das berüchtigte Elephantengerippe das 1695 bey Burg-Tonna im Gothaischen ausgegraben worden». That is all and no mention of mammoth bones of Siberia. But in the category of «completely unknown» animals of the same Abschnitt (p. 698) we find «das colossalische Land-Ungeheuer der Vorwelt, das Mammut (Mammut Ohioticum), dessen Gebeine besonders am Ohio in Nordamerica uc. in Menge ausgegraben werden». The tubercular molars of this animal were represented by him in Tab. 19 of his «Abbildungen» (1797). And so Blumenbach unswervingly followed W. Hunter and P. Camper notwithstanding all the objections of Buffon and Pallas, and excluded the mammoth from the genus *Elephas*.

13. a) G. Cuvier ([6]), following the suggestions of Camper and others of the division of living elephants into two species but not contenting himself with the one difference in molars only, began to study the literature. Here he met Breyne's forgotten letter (§ 4). On the basis of the skull figured there Cuvier became convinced in the existence of a distinct extinct species of elephants. 21 January 1796 he read a paper in the «Institut National» establishing four species of elephants: *E. capensis E. indicus, E. mammonteus* and *E. americanus*. This paper was published in autumn, 1799, i. e., in the same year as Blumenbach's 6-th edition.

b) In his next work on the elephant (1806) Cuvier reprinted the figures of the abovementioned mammoth skull from Phil. Trans (§ 4) and added the figure of another skull (seemingly erroneously identified by academician Zalensky with skull № 5312) from the drawing sent him by the St. Petersburg Academy of Sciences. Not suspecting the existence of different species of «fossil elephants» Cuvier accepted the name *E. primigenius* Blumenbach as a synonym of the «Mammont des Russes».

c) In his «Recherches sur les ossemens fossiles» Cuvier adds as cotypes, as we should say now, figures of the complete mammoth of Adams and the mammoth skull from the Volga (№ 1005, Zool. Inst.), both from Tilesius ([13]).

14. a) A. Camper ([5]) indicates that Blumenbach's *E. primigenius* is a «terme général» and that it is better to accept the name «mammouth» as it is more concise (p. 19).

b) Tilesius ([13]) who was also well versed in the history of the question adopts in his detailed and complete description of Adam's mammoth the name «*E. mammonteus*» (p. 470—489).

c) J. F. Brandt who wrote much about the mammoth beginning from 1831 always calls it by that name only seldom adding in brackets (*E. primigenius* Blum.) as a synonym.

d) Cuvier himself adopted in his writings preeminently the French term «elephant fossile». Therefore in the latter half of the 19-th century parallel with the usual name «Mammoth» the term *E. primigenius* Blumenbach, lacking any definition whatsoever, begins to be adopted as the official name. Owing to this with the gradual separation of new species there was being left a continually narrowing undifferentiated residue for *E. primigenius* to represent. It was, moreover, forgotten that *E. mammonteus* Cuvier (§ 13a) was founded on a fully definite type from a definite locality.

Conclusions

1. The name *E. primigenius* Blumenbach 1799 must either be adopted as a synonym of *E. antiquus* (§§ 1 and 12) or must be considered a nomen nudum and discarded as founded on false and empty postulates, for the Tonna skeleton remained unpublished till Pohlig (§ 1), while Tentzel's old description contains no specific characters or differences.

2. The name *E. mammonteus* Cuvier 1799 must be adopted as the specific name of the mammoth corresponding to the type and cotypes described by Cuvier (§ 13 b, c).

3. The skull described and figured by Messerschmidt, if it still exists, or one of the cotypes, for instance Adam's mammoth, must be recognised as the type of *E. mammonteus* Cuvier.

4. This will facilitate the identification of all as yet undetermined remains of «fossil elephants» classed in different museums under the general name of *E. primigenius* Blum.

5. It is necessary to attempt, on the basis of archival materials, to elucidate the question of the identity of skull № 1006, the largest in the collection of the Academy, with the skull described by Messerschmidt (§ 4).

Note 1. Before the very presentation of the ready manuscript the writer learned of the article by O. Kleinschmidt (Falco, Jahr. XXXII, № 11, p. 9—14, 1936), where on the occasion of a particular case we find the definitions (p. 10) «*Elephas mammonteus* Cuvier 1800 der älteste Name für die sibirische Form des Mammuts» and «*Elephas primigenius* Blumenbach 1799 der älteste Name für ein deutsches Tier», and the statement that *E. primigenius* must take the place of *E. antiquus* Falc. Kleinschmidt does not at all discuss the history of the question and therefore neither fully interprets the names used by Blumenbach and Cuvier nor frees himself of certain prejudices.

Note 2. Already after the mailing of this paper to Moscow the first volume of H. F. Osborn's monograph «Proboscidea» was received in Leningrad. In this volume Osborn devotes several pages to an exposition of his notions on palaeontological nomenclature and establishes precise rules which he adopts in his monograph. He also promises to give a true picture of the history of the study of the Proboscideans and to give every investigator his due. For this purpose he repeatedly gives extensive references beginning with the 17th century.

But as regards the history of the mammoth problem in the 18-th century, which Osborn passingly discusses in this volume, he does not fully avail himself of the literature cited and annotated in his book; with the result that he admits of a number of historical inaccuracies and gaps.

And so, notwithstandting his admission of Tenzel's specimen of *E. antiquus* having been the type of *E. primigenius* B. and contrary to his own rules, he accepts in his new nomenclature the combination «*Mammonteus primigenius*» for the Siberian woolly mammoth that does not clarify the problem.

Zoological Institute.
Academy of Sciences of the USSR.
Leningrad.

Поступило
7.III.1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Blumenbach J. F., 1) Hanbduch der Naturgeschichte, Göttingen: 1. Aufl., 1779; 3. Aufl., 1785; 4. Aufl., 1791; 6. Aufl., 1799. 2) Abbildungen naturhistorischer Gegenstände, 2. Heft, Göttingen, 1797.

[2] Breyne, J. P., A letter... with Observations and a Description of some Mammoth's Bones, etc. Phil. Trans., vol. XL, № 446, p. 124—138, 1737.

[3] Buffon et Daubenton, Histoire naturelle, T. XI, pp. 86, 93, 143—173, 1764, Suppl. tome V, pp. 15—27, 502—524, 1778.

[4] Camper P., a) Acta Acad. Sc. Petrop., pro anno 1777. Petrop. pp. 219—222, 1780. b) Nov. Acta Acad. Sc. Petrop, t. II, Petrop., pp. 250—264, 1788.

[5] Camper A. S., Description anatomique d'un Eléphant mâle par Pierre Camper, Paris, Pl. VII et VIII et pp. 16—18, 1802.

[6] Cuvier G., a) Mémoire sur les espèces d'éléphans vivants et fossiles. Mém. de l'Inst., t. II, Paris, Fructidor, an VII. b) Sur les éléphans vivants et fossiles, Ann. du Mus. d'Hist. Nat., t. VIII, 1806.

[7] Hunter W., Observations on the Bones commonly supposed to be Elephant Bones, etc., Phil. Trans., vol. LVIII, London, 1769.

[8] Messerschmidt D. G., Diarium (Mss), Архив Академии Наук СССР.

[9] Pallas P. S., De ossibus Sibiriae fossilibus craniis, etc. Nov. Comm. t. XIII, 1769.

[10] Pallas. P. S., a) Acta. Acad. Sc. Petrop., pro anno 1777, Petrop. pp. 219, 1780, b) Nov. Acta Acad. Sc. Petrop. t. II, Petrop., pp. 92—94, 1788.

[11] Pohlig H., Dentition und Kranologie des *Elephas antiquus* Falc., etc., Halle, 1888.

[12] Tentzelius, W., Epistola de Sceleto Elephantino Tonnae nuper effosso, etc. Jenae, 1696.

[13] Tilesius, De skeleto mammonteo sibirico, etc. Mém. de l'Acad. des Sci. de Pétersbourg, tome V, p. 406—513, 1815.

А. Э. СЕРЕБРЯКОВ. *ELEPHAS MAMMONTEUS* CUVIER versus *E. PRIMIGENIUS* BLUMENBACH

РЕЗЮМЕ

1. Название *Elephas primigenius* Blumenbach или должно быть признано синонимом (§§ 1 и 12), или должно быть признано nomen nudum, как основанное на ложных и ничего не говоряших предпосылках, так как тонненбургский скелет нигде не был изображен до Полига (§ 1), а в старом описании Тенцеля не заключалось никаких специфических характеристик или отличительных черт.

2. Название *E. mammonteus* Cuvier должно быть признано видовым названием для мамонтов, соответствуюших описанному Кювье типу и котипу (§ 13, б, в).

3. Череп, описанный и нарисованный Мессершмидтом, если он действительно сохранился доныне, или в противном случае один из котипов, например мамонт Адамса, должен быть признан типом *E. mammonteus* Cuvier.

4. Этим будет облегчено выявление всех не определенных до сих пор остатков «исколаемых слонов», скрывающихся по разных музеям под общим наименованием *E. primigenius* Blum.

5. Необходимо попытаться на основании архивных изысканий выяснить вопрос о тождественности черепа № 1006, самого крупного из академического собрания, с черепом, описанным Мессершмидтом (§ 4).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

В. А. АНДРЕЕВ

К МЕТОДИКЕ СТЕРИЛЬНЫХ КУЛЬТУР

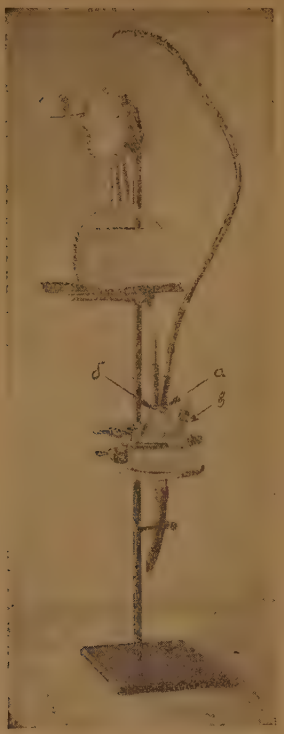
(Представлено академиком А. А. Рихтером)

Метод стерильных культур является существенным подспорьем в работе физиолога растений. Он позволяет изучать корневое питание растений и обменные процессы между растением и средой в чистом виде, исключая влияние микроорганизмов. Предлагаемая работа вносит некоторые изменения в методики, ранее разработанные (Шулов и др.), позволяет анализировать среду, не прерывая опыта, и пользоваться одним стерилизатором при обеззараживании семян.

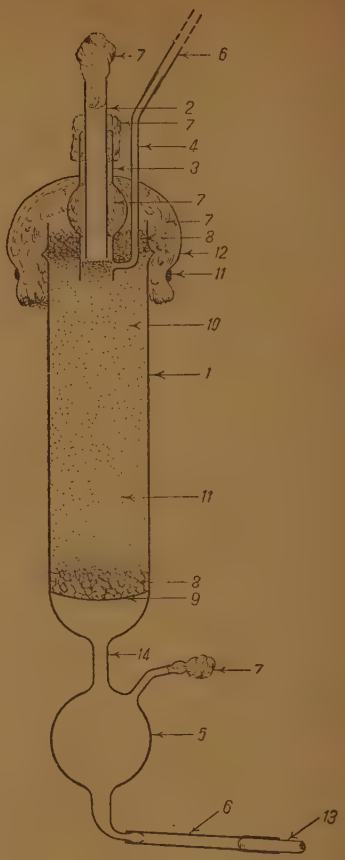
Приступая к разработке методики постановок стерильных опытов с высшими растениями, мы стали перед задачей создания такой конструкции сосудов, которая обеспечивала бы возможность периодической смены раствора и взятия проб без нарушения стерильности. Из известных нам методов стерильных культур высших растений наилучшее обеспечение стерильности достигается методом Шулова ([1]). Метод этот, однако, оказался неприемлемым для наших целей, во-первых, по своей громоздкости и, во-вторых, по невозможности брать пробы раствора, не вскрывая сосудов, особенно при работе с песчаными культурами; мы решили поэтому внести некоторые изменения и упрощения в метод Шулова.

Главные моменты, на которых мы остановили свое внимание, это стерилизация семян, их посев и освобождение стебля, так как они являются наиболее ответственными в работе.

Методом Шулова предусматривается для каждого сосуда отдельный стерилизатор семян. При постановке массового опыта в составе 60—80 и более сосудов и одновременном посеве все это создает ряд крупных затруднений. Ввиду этого нами сконструирован прибор, позволяющий проводить одновременную стерилизацию семян сразу для всех сосудов. Этот прибор представляет собой стеклянный сосуд (фиг. 1), имеющий на верхней части три отводные трубки: первая трубка является соединением с колбой, наполненной стерилизованной водой, служащей для отмывки семян после стерилизации; через вторую трубку вводится стеклянная палочка с загнутым нижним концом, которой перемешивают семена и отбирают их при посеве; эта же палочка служит для закрывания выводного отверстия стерилизатора стеклянной с ребристыми краями пробкой, находящейся внутри сосуда; трубочка и палочка присоединяются и держатся на мягком каучуке; третья отводная трубочка служит для загрузки семян. Она закрывается каучуковой пробкой, через которую проходит спирально изогнутая стеклянная трубочка, на-



Фиг. 1. *а*, *б* и *в* — отводные трубки стерилизатора семян



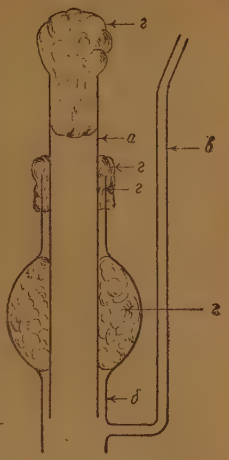
Фиг. 2. Разрез смонтированного сосуда:

1—сосуд; высота 24 см, диам. 6 см; *2*—внутр. посевная трубка, диам. 1.5 см; *3*—внешн. посевная трубка, диам. 2 см, диам. расшир. 3.5 см; *4*—трубка для полива; *5*—шарик для слива питательного раствора, диам. 7.5 см; *6*—каучук; *7*—вата; *8*—гравий; *9*—часовое стекло; *10*—песок; *11*—шпагат; *12*—марля; *13*—стеклянная пробка; *14*—ножка; высота 3 см.

полненная ватой, соединяющая сосуд с воздухом. Нижняя часть сосуда плоская и имеет четвертую отводную трубку, на которую надевается каучуковая трубка 12—15 см длиной, через которую удаляются стерилизующая жидкость, промывные воды и осуществляется высев стерильных семян. Она закрывается сильным зажимом Мора. Диаметры выводной стеклянной трубки и каучука должны быть соразмерены с величиной набухших семян. Над стерилизационной камерой располагается колба с водой, закрытая каучуковой пробкой с двумя стеклянными трубками: одна из них соединяется каучуковой трубкой со стерилизатором, а другая отведена в сторону, изогнута в виде спирали, наполнена ватой и служит для соединения с воздухом. Собранный прибор стерилизуется целиком в автоклаве.

Вегетационные сосуды представляют собой стеклянные цилиндры диаметром 6 см и высотой 25 см с оттянутыми нижними концами.

К ним припаиваются стеклянные шарики емкостью 150 см с двумя отводными трубками (фиг. 2). Верхняя трубка тщательно закрыта ватой и обеспечивает циркуляцию воздуха в сосуде. Нижняя с надетой на нее каучуковой трубкой, закрытой стеклянной палочкой, служит для смены раствора и взятия проб. Шарики имеют два назначения: во-первых, они являются мерой взятия питательного раствора и, во-вторых, предохраняют от наступления анаэробиоза в сосудах при избыточном увлажении песка. Набивка и монтировка сосуда происходят следующим образом: на дно сосуда опускается часовое стекло, предохраняющее от проникания корней в шарик, на него насыпается гравий, поверх которого помещается смоченный песок. Набивку следует производить достаточно плотно, слабая набивка в длительных постановках приводит к оседанию песка и обнажению верхней части корневой системы. Уровень песка в набитом сосуде должен быть ниже верхнего края на 2.5 см.



Фиг. 3. *а*—внутренняя посевная трубка; *б*—внешняя посевная трубка; *г*—вата

В наполненный песком сосуд вставляется посевная трубка, погруженная на 0.5 см в песок. Посевная трубка (фиг. 3) представляет модификацию посевной трубки Комба. Она состоит из двух трубок, входящих одна в другую. Высота и диаметр их зависят от семенного материала, но высота внутренней должна быть на 2.0—2.5 см больше внешней. Внешняя трубка в средней своей части имеет шарообразное утолщение, а в нижней — впаянную стеклянную трубочку для полива. Промежуток между внутренней трубкой и расширением внешней заполняется простой, не гигроскопической ватой, служащей для изоляции корневой системы растения от внешней среды. Концы трубок устанавливаются так, чтобы нижний край внутренней трубки был выше конца внешней на 0.7—1.0 см, так как последняя погружается в песок почти до уровня первой. После установки трубки в сосуд насыпают слой крупного гравия в 2—2.5 см высотой для предохранения от подмокания ваты, которая изолирует питательную среду от воздуха. Вата накладывается на гравий несколькими слоями, последний должен заходить за края сосуда. На нем делаются прорезы для посевной и поливной трубок, вата должна плотно их облегать. Сверху сосуд покрывается марлей (через нее также выводятся трубки), которая притягивается вместе с ватой и перевязывается крепкой ниткой или тонким шпагатом. Зазор между посевными трубками забивается ватой. Конец внешней трубки обертывается полоской ваты, которая перевязывается ниткой над верхним краем этой трубки. Внутренняя закрывается ватной пробкой. Присоединением каучукового рукава к поливной трубке заканчивается монтировка сосуда.

Смонтированные 6 сосудов вставляются в 6-гнездную подставку. Поливные трубки присоединяются к стеклянной гребенке. Конец резиновой трубки, надетой на отводную трубку гребенки, закрывается ватной пробкой и обвязывается пергаментом. Сосуды стерилизуются 1.5 часа при 1.5 атмосферах.

Склянки с питательным раствором монтируются отдельно. Горло склянки тщательно закрывается несколькими слоями ваты и обвя-

Фиг. 4. Общий вид опытов со стерильными культурами

зывается пергаментом. В тубус склянки через плотно входящую каучуковую пробку вставляется одноходовой кран (сверху также закрытый ватой и пергаментом), к которому присоединяется тройник для соединения с бюреткой и гребенкой (верхний конец бюретки также тщательно закрывается ватой и пергаментом). Второй конец тройника тщательно закрывается ватой и пергаментом. Собранные склянки с питательным раствором подвергаются 3-кратной стерилизации в Кохе. После стерилизации сосудов приступают к стерилизации семян и их посеву. Стерилизатор с закрытым граненой стеклянной пробкой выводным отверстием доверху заполняется стерилизующей жидкостью. Затем часть ее сливается, и загружаются семена. Стерилизующий раствор (в нашем случае бромная вода) меняется 1 раз. По окончании стерилизации бромная вода или другая жидкость сливаются, и стерилизатор наполняется из колбы стерилизованной водой.

По окончании промывки семян конец выводной трубки опускается в стаканчик со спиртом. Чтобы быть уверенным в полном прорастании семян в сосудах, им дают наклюнуться в стерилизаторе. За день до посева берут пробу воды из стерилизатора на проверку стерильности (высев на мясо-пептонную среду).

Для посева стерилизатор устанавливается так, чтобы нижняя каучуковая трубка его была подведена почти вплотную к посевной трубке сосуда. Отобранное семя опускается в резиновую трубку (предварительно открытую). Стаканчик со спиртом быстро отнимается, и конец выводной трубки обжигается, одновременно обжигается и посевная трубка, в которую, открывая зажим, мы опускаем семя. Посевная трубка закрывается обожженной пробкой. Конец каучука стерилизатора снова опускается в спирт. Эти операции повторяются по числу сосудов и производятся быстро.

После посева каучука гребенки стерильно присоединяются к склянке с питательным раствором. Первое время полив производится два раза в день (во избежание подсыхания верхнего слоя песка). Количество питательного раствора при поливе сосуда регулируется двумя зажимами, надетыми на каучуки перед бюреткой и перед сосудом. Когда стебель растения вытянется до уровня верхнего края внешней посевной трубки, приступают к его освобождению. Это делается так. Обжигают и охватывают ватную муфту у конца внешней трубки и осторожно, вращательным движением, вытягивают внутреннюю (необходимо следить, чтобы муфта не поднималась). Когда внутренняя трубка дойдет до середины ватной прокладки, находящейся между трубками, вату начинают уплотнять вокруг стебля движением внутренней трубки, после чего (следить за плотным охватыванием стебля ватой) внутреннюю трубку вытаскивают, и этим заканчивается освобождение стебля. Для большей предосторожности оставшееся пространство заполняют стерильной ватой.

Перед взятием пробы питательного раствора конец резиновой трубочки у шарика смачивают спиртом, обжигают и его сливают в наклоненную стерилизованную колбу. Трубочку затем снова обжигают и закрывают фламбированной стеклянной палочкой.

Пользуясь настоящей методикой, мы добились 83.33% стерильности (из 12 заражено было 2 сосуда), что вполне удовлетворяло поставленным целям. Кроме того высокий процент заражения надо было отнести за счет излишнего вскрытия сосудов при повторном пересеве невзошедших растений.

Общий вид установки со стерильными культурами изображен на фиг. 4.

Для производства опытов взят люпин. Его развитие в сосудах шло нормально, недостатком являлся небольшой объем сосудов, не могший обеспечить нормального развития корневой системы, которая у люпина вообще отличается большой мощностью.

Используя метод стерильных культур в этой конструкции, нам удалось показать (сохраняя абсолютную стерильность) изменения в выделении корнями люпина азотистых органических соединений и их судьбу при введении различных бактериальных компонентов. Результаты этой работы будут опубликованы после постановки дополнительных исследований.

Институт физиологии растений.
Академия Наук СССР.

Поступило
19. XI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Шулов И., Исследования в области физиологии питания высших растений при помощи методов изолированного питания стерильных культур, Москва, 1913.
[2] Grafe W., Das Sterilisieren höherer lebender Pflanzen, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 2, H. 3, 629, 1922.
[3] Klein G. und Kisser J., Die sterile Kultur der höheren Pflanzen, Botanische Abhandlungen, H. 2, 1924.

V. A. ANDREEV. ON THE MFTHODICS OF STERILE CULTURES

SUMMARY

1. The method we have worked out of sterile cultures renders it possible to study changes of the nutrient medium in their dynamics, without interrupting the experiment and without infringing of sterility.

2. The percentage of dropping out—that is, of infection of trays—is quite small, which makes it possible to reduce the number of repetitions in the experiment.

3. The method described simplifies and speeds up sterilization and the sowing of seeds.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Т. Т. ДЕМИДЕНКО, А. А. КУЛЬКЕС и В. П. ПОПОВ

ВЛИЯНИЕ СООТНОШЕНИЯ КАЛЬЦИЯ И МАГНИЯ НА НАКОПЛЕНИЕ КОЛЛОИДОВ В СВЕКЛЕ

(Представлено академиком Д. Н. Прянишниковым*)*

Авторами проведены опыты по изучению защитного влияния бора и железа на поступление кальция и магния в свеклу при различном состоянии их в почве; опыты эти представляют интерес ввиду обычного в практике свеклосахарных хозяйств применения значительных количеств извести в виде дефекационной грязи в качестве удобрения. В присутствии бора и железа очень высокие дозы кальция и магния не оказывают вредного влияния на урожай и состав сахарной свеклы, а в случае отсутствия их эти элементы действуют неблагоприятно на рост растений, вызывая гниль сердечка. Возрастающие дозы извести и магния в присутствии бора и железа влияют на накопление гидрофильных коллоидов и сахара в корне свеклы, увеличивая или уменьшая их в зависимости от дозировок внесенного кальция и магния.

1. Введение

В состав растительного организма входит ряд зольных элементов, образующих небольшую, но важную часть органо-минерального комплекса. Одни из них накопляются в значительных, а другие в ничтожно-малых количествах. Некоторые элементы можно открывать и определять обычными химическими методами, другие требуют физико-химического, а иногда спектрального анализа и, наконец, последние имеются в таких незначительных количествах, что лежат за пределами современных методов исследования. Многие из этих элементов оказывают большое влияние на развитие и урожай культурных растений.

К разряду физиологически необходимых для сахарной свеклы элементов относится бор. Все попытки физиологов и агрохимиков выращивать свеклу на классических нормальных питательных смесях без внесения бора заканчивались обычно неудачей, если только применяемые соли достаточно чисты. Е. В. Бобко и М. А. Белоусов (1) впервые доказали, что свекла хорошо развивается в водных и песчаных культурах при наличии бора; ими же было установлено, что гниль сердечка у свеклы вызывается не фитозаболеваниями, а недостатком бора в растворе.

Таким образом роль микроэлементов для жизни растений чрезвычайно велика. Для того чтобы растение росло и развивалось, необходимо, чтобы все нужные ему вещества имелись в таком количестве и в таких соотношениях, при которых они поступали бы

из почвенного раствора непрерывно и использовались растением на создание органо-минерального комплекса.

Поскольку бор является одним из чрезвычайно важных и физиологически необходимых элементов не только для свеклы, но также и для других растений, то почти все исследователи, работавшие по данному вопросу, констатировали вполне положительную роль бора, так как отсутствие последнего вызывает ряд болезненных явлений.

В настоящее время выдвинут ряд рабочих гипотез, объясняющих биохимическую природу этих явлений и роль бора в них. Остановимся вкратце на результатах этих исследований с тем, чтобы потом перейти к разбору теорий о физиологической роли бора.

Отсутствие бора вызывает у таких растений, как сахарная свекла, появление гнили сердечка ([1,12]). Другие растения дают опадение точки роста, нарушение строения сосудисто-волокнистой системы ([2, 3, 21]). Наконец, третьи реагируют на отсутствие бора тем, что у них не появляются органы плодоношения ([7, 22]).

Однако не только морфология растений, выросших без бора, но и сам химический состав их, а равно некоторые физиологические свойства становятся резко отличными от нормальных растений, выросших при наличии бора. В растениях, выращиваемых без бора, обнаружилось избыточное накопление сахаров и крахмала в листьях ([2, 27]).

Кроме того растения без бора в большинстве случаев поглощают значительно больше питательных веществ, чем в присутствии бора ([2, 7, 8, 9, 10]).

При известковании замена части Ca на Mg без B не оказывает положительного эффекта и не устраняет таким образом вредного воздействия излишних доз извести.

Попытки ряда исследователей ослабить вредное действие высоких доз извести без B заменой последнего на другие элементы, в том числе и на Mg, не дали положительных результатов ([7, 8, 9]). Растения без B страдали и не давали плодоношения ([6]).

Высокие дозы извести переводят B в труднорастворимую форму. В каждой почвенной разности, безусловно, имеется различное количество B, который, подобно другим питательным веществам, участвует в общем круговороте в природе, переходя из минеральной в органическую форму и обратно, связываясь отчасти растениями, отчасти микроорганизмами. Большие дозы извести переводят B из более доступной для растений формы в труднорастворимую, исключая тем самым его из общего круговорота и лишая растения на длинный срок физиологически важного для них элемента. Это страдание растений на переизвесткованных почвах внешне проявляется различно.

Рабочие гипотезы о роли B и его функциях в растениях можно свести к следующему.

I. Некоторые исследователи полагают, что наличие B является фактором роста, используемым растением для своевременного перемещения пластического материала, необходимого для репродуктивных частей растений ([6]).

Бор регулирует рост и развитие сосудисто-волокнистой системы ([2]). Отсутствие B не дает прорастания пыльцы [тропическая нимфия, пыльца которой прорастает при наличии бора в концентрации 0,0005 мг ([25])].

II. Ряд исследователей находит ([2, 6, 7, 8, 9, 10, 27]), что при недостатке бора в растении накопляется много азота, фосфора и других золь-

ных элементов, нормальные жизненные функции растительных клеток нарушаются, и вследствие этого растения не могут продуктивно использовать поступившие питательные вещества.

III. По мнению других исследователей, действие бора сводится к тому, что он влияет на проницаемость плазматической оболочки, вследствие чего одни элементы проникают в плазму клетки более свободно, для других же доступ становится затруднительным ([9]).

Мы считаем, что каждая из перечисленных гипотез о роли бора страдает некоторой односторонностью, вследствие того что при исследовании этого вопроса изучалось только одно какое-либо специфическое проявление.

Наш взгляд на значение бора сводится к следующему: при участии бора в растительном организме, повидимому, вырабатываются вещества, без которых не наступает плодоношения у растений или, наконец, внутри клеток корня при участии бора создаются как бы барьеры для удержания избыточного поступления других элементов, токсически действующих на организм.

Помимо бора при известковании почвы немаловажное значение (особенно для сахарной свеклы) имеет вопрос о питании железом. Последнее при высоких дозах извести переходит в труднорастворимую форму, становясь таким образом недоступным для растений и вызывая у них явления хлороза. Поэтому в опытах, особенно с высокими дозами извести под свеклу, необходимо, наряду с бором, вносить и железо в форме, создающей нормальные условия для корневого питания растений.

Однако не только наличие тех или иных микроэлементов, но также соотношение между катионами и анионами, вносимыми нами в вегетационных условиях, сказывается на урожае и качестве выращиваемых культур.

К сожалению, до сих пор для многих сельскохозяйственных культур это соотношение между катионами и анионами в растворе, при котором получается наивысший урожай, зачастую неизвестно.

Такое активное воздействие на растение, как, например, внесение в почву NPK, должно предусматривать не только оптимальные соотношения во внешнем растворе, но и внутри самого растения.

Задача сводится к тому, чтобы внесенные питательные вещества целиком использовались для синтетических целей, а не накоплялись бы в растительном организме, как ненужный материал.

Изучая антагонизм катионов и анионов в водных и песчаных культурах под сахарную свеклу, можно подобрать оптимальное соотношение их как во внешнем питательном растворе, так и в самом растении.

Переходя же к почвенным культурам (сахарная свекла), мы стоим перед необходимостью изучения не только оптимального использования внесенных элементов, например NPK, но и других, как Ca, B и Fe, являющихся, с одной стороны, физиологически важными для самого растения, а с другой — влияющими на физико-химический состав почвы, на ее поглощающийся комплекс, а через последний — на остальные элементы почвенного раствора.

Роль кальция как одного из составных компонентов почвенного поглощающего комплекса, способствующего созданию в ней структуры, весьма велика. Между тем даже на черноземных почвах, хорошо обеспеченных кальцием, ежегодный вынос последнего с урожаями ведет к постепенному обеднению почв, так как освобожденная органическая часть комплекса, лишенная кальция, становится

легко подвижной, подвергаясь размывающему действию осадков. Ежегодный вынос кальция из почвы с урожаями, а также вымывание его атмосферными осадками, мы имеем возможность покрывать непосредственным внесением его в почву хотя бы в виде дефекационной грязи, имеющейся в больших количествах на сахарных заводах.

Так как огромный процент сахарных заводов расположен в зоне тех или иных разностей черноземов, несомненно нуждающихся в пополнении запасов кальция, и сам источник кальция в виде дефекационной грязи имеется здесь же на месте,— представляется целесообразным этот вопрос (об известковании черноземов) поставить в плоскость теоретического и практического изучения.

Опытные данные Рамонской селекстанции показывают увеличение урожайности сахарной свеклы на 15% при внесении дефекационной грязи по полной гидролитической кислотности (1.85 МЭК) на фонах как NPK, так и навоза.

Опыт пятисотенниц, получивших высокие урожаи сахарной свеклы, показывает, что последние были ими достигнуты при многократной обработке почвы.

Задача получения еще больших урожаев, чем 500 ц, потребует наряду с частыми рыхлениями еще и внесения более высоких доз NPK. Все это ведет отчасти к тому, что поглощающий комплекс изменится и, следовательно, структура почвы будет нарушена. Отсюда встает вопрос о мерах противодействия этому распылению почвы, и здесь для огромного большинства почвенных разностей и в том числе и для черноземов должен сыграть свою несомненно положительную роль Са. Пополнять же запасы последнего в почве и тем самым способствовать еще большему подъему урожайности сахарной свеклы мы сможем путем непосредственного внесения его в почву в виде дефекационной грязи.

Однако здесь мы встречаемся с целым рядом других не менее важных вопросов. Одним из первых встает вопрос о роли микроэлементов при внесении в почву извести, о тех реакциях, которые протекают как в почве, так и в растении.

Влияние возрастающих доз извести как на фоне полного минерального удобрения (NPK), так и без него достаточно освещено рядом исследователей, работавших с сахарной свеклой. Однако такое внесение и воздействие извести является до некоторой степени односторонним.

Мы считаем, что вопросы известкования под сахарную свеклу необходимо изучать на фоне бора, как физиологически необходимого элемента, и железа, как элемента, препятствовавшего появлению при избыточном внесении извести — хлороза.

Так как вопрос о поступлении питательных элементов для ряда культур в достаточной мере выяснен на фонах как известкованных, так и неизвесткованных (в том числе и для сахарной свеклы), то мы в своих исследованиях коснемся только коллоидно-химических изменений, происходящих в самих растениях сахарной свеклы при известковании. В этом сообщении мы остановимся лишь на результатах, полученных по фонам NPK, B и Fe при возрастающих дозах извести, затрагивая данных по NPK с известью, но без редких элементов, так как без них рост свеклы происходит не совсем благоприятно, а поэтому приводить эти данные анализа нецелесообразно.

Опыты, проведенные нами в 1936 г., были заложены в вегетаци-

онных условиях; почва — мощный чернозем Воронежской областной опытной станции. Питательные вещества внесены в виде: 1) $(NH_4)_2HPO_4$; 2) KCl; 3) $FeCl_3$; 4) H_3BO_3. Азот, фосфор и калий вносились из расчета 1 г действующего начала на сосуд, весом в 10 кг абсолютно сухой почвы. $FeCl_3$ вносилось 25 мг и H_3BO_3 — по 15 мг на 1 кг абсолютно сухой почвы. Посев 25.VI, уборка 17.XI.

Приведем результаты опытов по известкованию с редкими элементами и без них:

Схема	Растение — сахарная свекла
Контроль NPK	
NPK BFe	
» BFe . .	1/4 по гидролитической кислотности $CaCO_3$
» » . .	1/2 » » »
» » . .	1 » » »
» » . .	2 » » »
» » . .	4 » » »
» » . .	6 » » »
» » . .	1/4 гидролитической кислотности (75% $CaCO_3$ + 25% $MgCO_3$)
» » . .	1/2 » » »
» » . .	1 » » »
» » . .	2 » » »
» » . .	4 » » »
» » . .	6 » » »
» » . .	1/4 гидролитической кислотности $CaCO_3$ + 25% $MgCO_3$
» BFe . .	1/2 » » » »
» » . .	1 » » » »
» » . .	2 » » » »
» » . .	4 » » » »
» » . .	6 » » » »

Рассмотрим полученные результаты.

II. Анализ полученных данных

Урожай

Приведенные в табл. 1 данные показывают вес корня и ботвы в г на 1 сосуд в момент уборки. Обращает на себя внимание низкая урожайность свеклы по контролю без удобрения — всего 65 г, однако это объясняется тем, что при выращивании сахарной свеклы в вегетационных сосудах свекла и на черноземе ощущает недостаток в азоте. Действительно, стоит только дать NPK, как урожай резко повышается до 431 г. Прибавление $CaCO_3$ до половины гидролитической кислотности дает затем небольшое уменьшение урожайности до 413 г, а при одной и двух дозах $CaCO_3$ (по гидролитической кислотности) урожайность вновь повышается до 478—476 г.

Перелом кривой и падение урожайности заметно только при таких высоких дозах кальция, как 4 и 6 $CaCO_3$ по гидролитической кислотности (г/к), но и здесь урожай, несмотря на высокие дозы извести, не падает ниже 413 г на сосуд, однако только в последнем случае эффект от извести по сравнению с NPK, B, Fe незаметен.

Максимум урожайности свеклы имеется при двойной дозе $CaCO_3$, внесенной по гидролитической кислотности. Отметим также своеобразное поведение половинной г/к, с чем мы не раз встретимся в дальнейшем, а именно: если при 1/4 $CaCO_3$ по гидролитической кислотности дает увеличение урожайности, то половинная доза как

Урожай и коллоидно-химический состав

Схема опыта	Урожай корней в граммах без микроэлементов		Урожай в граммах с микроэлементами			Сахаристость в %	Коллоиды	
			корни					
	грамм	процент	грамм	процент	листья		в граммах на 100 см³ диффузионного сока	коэффициент коллоидности
О	85	24.1	85	24.1	59	14.83	0.856	33.91
NPK	352	100	352	100	363.7	16.62	0.738	40.86
NPKBFe	—	—	431	122.3	375	16.74	0.869	40.07
NPKBFe + ¼ г/к Ca	386	109.6	427	121.1	377	16.21	0.600	27.79
» + ½ » »	375	106.5	414	117.4	439	15.02	1.100	27.78
» + 1 » »	395	112.2	478	135.7	358	16.43	1.048	38.45
» + 2 » »	365	103.7	476	135.0	348	17.33	1.471	33.65
» + 4 » »	348	98.8	449	127.5	423	17.65	1.100	24.90
» + 6 » »	308	87.5	413	117.1	411	15.95	1.140	39.47
NPKBFe + ¼ г/к 25% Mg	290	82.3	308	87.5	320	16.27	1.020	23.33
» + ½ » 25% »	359	101.9	384	109.1	420	17.67	0.810	25.08
» + 1 » 25% »	362	102.8	375	106.3	446	15.95	0.780	27.16
» + 2 » 25% »	361	102.5	449	127.4	482	15.21	1.257	28.78
» + 4 » 25% »	341	96.8	428	121.4	395	16.01	1.020	33.67
» + 6 » 25% »	318	90.3	488	138.5	354	17.14	0.782	21.56
NPKBFe + ¼ г/к Ca + 25% Mg	325	92.3	347	98.5	385	16.80	0.683	19.39
» + ½ » » + 25% »	360	102.2	378	107.4	366	16.80	1.110	32.28
» + 1 » » + 25% »	367	104.2	382	108.3	387	17.62	1.155	26.53
» + 2 » » + 25% »	312	88.6	516	146.5	331	17.15	0.839	23.06
» + 4 » » + 25% »	301	85.5	418	118.5	330	17.12	0.848	23.31
» + 6 » » + 25% »	268	76.1	367	104.3	322	17.12	0.894	18.94

Таблица 1

свеклы при различных дозах извести

листа	Коллоиды корня			Влажность в %		Процент растворенных сухих веществ в диффузоке	Процент сахара в диффузоке	Удельный вес диффузионного сока	
в % к абсолютно сухому веществу	в граммах на 100 см³ диффузока	коэффициент коллоидности	в % к абсолютно сухому веществу	лист	корень	лист	корень	лист	корень
8.6497	0.700	8.67	4.2813	86.52	73.42	2.5	7.45	1.0095	1.0333
9.5301	1.080	8.97	6.9216	87.17	75.71	1.8	10.95	1.0032	1.0991
11.1910	0.440	3.77	2.6072	87.03	74.27	2.15	10.6	1.0085	1.0989
7.3434	0.662	5.18	2.6682	86.47	73.86	2.15	11.[illegible]	1.0040	1.1003
12.8264	0.350	3.17	1.9834	85.78	72.05	3.9	10.65	1.0150	1.0353
11.9976	1.028	9.50	6.3443	85.64	74.89	2.7	10.45	1.0093	1.0349
16.8957	1.180	10.57	7.2913	85.70	74.89	4.3	10.75	1.0166	1.0376
13.2558	1.338	11.60	8.8934	86.23	76.25	4.35	11.1	1.0154	1.0388
14.6982	1.241	10.75	7.7110	84.46	75.20	2.85	11.1	1.0133	1.0396
11.7063	1.142	10.91	6.9151	85.60	74.16	4.3	10.1	1.0164	1.0358
7.8199	1.121	9.86	6.7310	83.18	74.43	3.2	10.95	1.0092	1.0378
9.8959	1.048	9.52	6.3987	86.92	74.73	2.85	10.6	1.0075	1.0381
12.6042	1.291	12.94	7.9716	83.65	74.38	4.3	9.65	1.0157	1.0332
13.7452	1.500	14.04	10.2590	87.59	76.99	3.0	10.3	1.0097	1.0372
8.6056	1.506	.1350	10.1009	85.13	74.05	3.6	10.75	1.0075	1.0383
6.3798	1.132	9.47	5.5049	85.57	74.52	3.5	11.5	1.0063	1.0387
9.5961	1.170	9.47	5.6837	84.50	74.52	3.4	11.85	1.0112	1.0422
6.6865	1.378	10.24	6.2808	80.57	73.30	4.3	12.85	1.0122	1.0422
6.2123	0.905	7.44	4.3239	82.20	74.10	3.6	11.7	1.0106	1.0396
6.9988	0.987	7.60	4.5727	83.90	73.52	3.6	12.45	1.0105	1.0422
6.8027	1.150	9.28	5.4354	82.65	73.97	4.65	11.90	1.0148	1.0410

правило дает (по сравнению с 1/4) снижение, а дальнейшая прибавка кальция до 1 или 2 доз по г/к вновь увеличивает урожайность.

Данные, приведенные в табл. 1, показывают, что роль бора и железа несомненна, и отсутствие или недостаток их в почве вполне определенно отражаются на урожайности в сторону снижения последней.

При возрастающих дозах извести урожайность падает как с микроэлементами, так и без них, но абсолютные цифры в присутствии этих элементов стоят гораздо выше, чем в параллельных сосудах, где этих элементов не имеется.

Замена кальция на магний (до 25%) вызывает довольно заметную реакцию у растений, но только при таких высоких дозах, как шестикратная г/к; так, например, во второй серии мы имеем урожай: при шестикратной дозе $CaCO_3$ (по г/к) равняется 413 г при одном кальции, а в присутствии магния 488.5 г. Точно так же, как и в первой серии, здесь заметна положительная роль бора и железа, причем наиболее резкий эффект получен при высоких дозах $CaCO_3$ от 2 до 6 г/к. При двойной дозе $CaCO_3$ по г/к без микроэлементов урожай равен 361.1 г, а в присутствии их он достигает 449.5 г. Характерной особенностью, выделяющей всю вторую серию сосудов при внесении 25% магния от г/к каждой градации, является то, что урожайность все время возрастает по мере увеличения доз кальция и магния в присутствии бора и железа, и незаметно никакого падения кривой урожайности.

Отсутствие же бора и железа дает падающую кривую урожайности и точку перелома ее от 1—2 доз $CaCO_3$ по г/к, где урожайность равняется 361—362 г.

Магний, внесенный в размере 25% сверх обычных норм известкования от 1/4 до 6 доз $CaCO_3$ по г/к, несколько сглаживает весь ход кривой урожайности.

Сопоставление динамики урожайности в разных сериях проведенных нами опытов приводит к следующему заключению.

1. Кривая урожайности в первой и третьей сериях опытов с бором и железом имеет общую тенденцию, выражающуюся в том, что по достижении известной максимальной высоты (в первой серии двухкратной, а в третьей серии при однократной дозе извести по г/к) начинает снижаться. Этот факт указывает нам на то, что в данных точках (максимума) растением используются наилучше всего созданные условия. Затем при увеличении одного фактора — доз извести другие факторы, как, например, фон удобрений, должны быть изменены в сторону, очевидно, увеличения. Если же мы этих факторов не изменяем, то получаем понижение кривой урожайности.

2. Магний, внесенный в пределах 25% (по второй серии) совместно с кальцием до взятых норм извести, в дозах от 1/4 до 6 г/к активизирует поступление зольных элементов, улучшая условия питания растений, в результате этого мы получаем систематическое увеличение урожайности, и затухающей кривой урожая в условиях опыта не наблюдается, несмотря на такие большие дозы извести, как равные шестикратной г/к.

3. Роль бора и железа несомненна и положительна, как влияющая в сторону повышения урожайности, при этом в присутствии магния микроэлементы сдвигают точку максимальной урожайности вправо, в сторону больших доз извести.

Сахаристость

Процент сахара, определенный сахариметром и параллельно рефрактометром, показывает непрерывное увеличение сахаристости свеклы при возрастающих дозах извести в присутствии бора и железа по сравнению с контрольными (без удобрений) сосудами. Если контроль дает 14.83% сахара, то во всех без исключения сосудах свекла нигде не дает такой сахаристости, а неизменно выше. Так, внесение NPK увеличивает сахаристость до 16.62%, а прибавление микроэлементов на фоне NPK поднимает сахаристость до 16.74%. Своеобразное поведение половинной г/к, отмеченное нами выше на урожайности, проявляется и на сахаристости, а именно: при половинной дозе $CaCO_3$ от г/к сахаристость снижается по сравнению с 1/4 г/к до 15.02%, а при дальнейшем увеличении доз извести, начиная с 1 г/к, идет вновь увеличение сахаристости (при 1 г/к она равняется 16.43%), достигая наивысшей точки при четырехкратной дозе $CaCO_3$ по г/к, где процент сахара становится = 17.65%. Дальнейшее увеличение доз извести до шестикратной дает снижение процента сахара до 15.95%. Таким образом, в первой серии опытов с одним кальцием, если по урожайности мы имеем максимальную точку при однократной дозе извести по г/к, то по сахаристости максимальная точка будет при четырехкратной дозе $CaCO_3$.

Прибавление 25% магния дает максимальную сахаристость — 17.67% при половинной дозе $CaCO_3$, а затем до двухкратной дозы извести по г/к имеется понижение кривой сахаристости; при высоких же дозах извести, как 4- и 6-кратной, имеется вновь увеличение процента сахара (при 6-кратной 17.14%). В случае прибавления магния сверх взятых доз по г/к, как это имеет место у нас в третьей серии опытов, максимальную сахаристость мы наблюдаем при однократной гидролитической кислотности — 17.62%, и затем при возрастающих дозах извести идет постепенное незначительное уменьшение процента сахара, достигающее при 4 и 6 дозах $CaCO_3$ 17.12%. Здесь так же, как и в первой серии, где присутствует только один кальций, отмечается небольшой, сравнительно, процент понижения сахара при половинной дозе извести по г/к, затем подъем сахаристости при увеличении извести.

Содержание коллоидов в корне свеклы

Гидрофильные коллоиды, играющие роль в процессе сахароварения, в частности при диффузии, сказываются на всем дальнейшем технологическом процессе. Так, известно, что пектиновая и белковая части этих коллоидов создают вязкие растворы, затрудняя работу станции завода, ведут к увеличению потерь сахара. Таким образом, с точки зрения качества сельскохозяйственного сырья, сдаваемого на сахзавод, далеко небезразлично, какое количество коллоидов поступает в свеклосахарное производство.

Минеральные удобрения, а равно сорт свеклосемян сказываются, как это выяснено работами А. В. Думанского и Симоновой, на содержании коллоидов в свекле.

Нашими работами 1935 г. отмечена зависимость между ходом метеорологических элементов (в частности осадки), возрастом свеклы, условиями питания и содержанием в ней гидрофильных коллоидов. Физиологическая роль коллоидов в растениях недостаточ-

но ясна. Однако есть основание считать их роль далеко не второстепенной в способности растений связывать воду.

Значение же последней достаточно определенно отмечено рядом авторов. Так, засухоустойчивость, а также морозостойкость растений объясняются в значительной мере способностью их связывать воду. Теория связанной воды достаточно полно освещена работами ряда авторов ([2, 11, 14, 15, 16, 17, 22, 23, 24]).

Несомненно, что характеристика свеклы по коллоидности в связи с другими показателями, как урожайность и сахаристость, может в значительной мере облегчить вообще оценку приемов агротехники и химизации. Задача получения высоких урожаев сахарной свеклы в соединении с высокой сахаристостью может быть дополнена еще тем, что эта свекла должна содержать и меньшее количество вредных примесей — коллоидов, затрудняющих технологический процесс и ведущих к потере сахара.

Такое поэтому коренное воздействие на почву, как известкование, не может быть разрешено без разбора того, как же оно влияет на самое растение, выращиваемое на известкованной почве, как оно влияет на качество получаемого сырья — свеклы.

В особенности это приобретает важное значение, когда мы говорим о не совсем обычном известковании, а именно об известковании черноземных почв, зоны свеклосеяния. Поэтому в своих работах мы особенное внимание уделяем определению коллоидности свеклы.

Определение коллоидов в наших опытах велось по методу проф. А. В. Думанского ([4]). Вместе с тем мы проводили и другие физико-химические анализы, характеризующие состав и свойства свекловичного сока — вязкость, поверхностное натяжение, сахара в диффузионном соке и удельный вес. Остановимся на полученных нами результатах по определению коллоидов в корнях и листьях свеклы, выросшей на известкованных почвах. Окончательный расчет количества коллоидов в растениях должно делать трояким путем:

1. Выразить коллоиды в граммах на 100 см³ диффузионного сока.

2. Вычислить коэффициент коллоидности, т. е. количество коллоидов в г на 100 г сахара в диффузионном соке.

3. Или же отнести коллоиды в процентах к абсолютно сухому веществу растений.

Первые два способа вычисления важны для технологии сахарного производства. Последний — наиболее распространенное вычисление (процент к абсолютно сухому веществу) в сельскохозяйственной научной литературе. Не предрешая вопроса о преимуществах того или иного метода выражения результатов анализа, мы приводим вычисление коллоидов по всем трем показателям, т. е. на 100 см³ дифсока, по коэффициенту коллоидности и в процентах к абсолютно сухому веществу растения.

Приведенные в табл. 1 данные показывают, что кривые коллоидностей на 100 см³ диффузионного сока в процентах к абсолютно сухому веществу растения имеют в общем одинаковый характер и показывают одну и ту же тенденцию, что заметно как на результатах анализа листьев, так и корня.

Коэффициент коллоидности имеет несколько иной ход, что и понятно, так как коэффициент коллоидности является более сложной величиной, и в его образовании играет роль не только непосредственно обнаруженное весовое количество коллоидов, но также

удельный вес диффузионного сока, а равно и процент сахара в последнем. Коэффициент коллоидности, как известно, выражается по Думанскому:

$$K = \frac{A.\ 100}{D.\ S},$$

где K — коэффициент коллоидности;
A — навеска коллоидов в 1 см³ диффузионного сока;
D — удельный вес диффузионного сока;
S — процент сахара в соке.

Рассмотрим изменения коэффициента коллоидности в условиях наших опытов, в первую очередь в корне свеклы. Свекла без удобрения дает коэффициент коллоидности K = 8.67. Внесение полного минерального удобрения (NPK) увеличивает коллоидность до K = 8.97. Микроэлементы, внесенные на фоне NPK, дают резкое снижение коллоидности K = 3.77, или 2.60% к абсолютно сухому веществу растения. Внесение извести в пределах 1/4 по гидролитической кислотности увеличивает коллоидность корня до K = 5.18. Затем при половинной дозе извести, внесенной по гидролитической кислотности, наблюдается то же явление, как и по другим показателям, с которыми мы встречались раньше при анализе урожайности и сахаристости, а именно: уменьшение данного показателя, например, коллоидности до K = 3.17, с тем, чтобы при еще больших дозах извести от 1 и выше (по гидролитической кислотности) этот показатель коллоидности начал вновь повышаться. При однократной дозе $CaCO_3$ по гидролитической кислотности коэффициент (K) повышается до 9.50, и максимального значения он достигает при четырехкратной дозе извести, где K = 11.60. Затем при 6-кратной дозе $CaCO_3$ начинается падение коллоидности до 10.75.

Внесение магния в размере 25% от взятых доз извести по гидролитической кислотности делает всю коллоидную растительную систему более подвижной. Коэффициент коллоидности при этом становится везде бо́льшим, чем при одном внесении кальция. Так, при дозе $CaCO_3$ 1/4 гидролитической кислотности коэффициент коллоидности равен 10.91 при магнии, в то время как один кальций дает всего только K = 5.18. При половинной дозе г/к соответствующие цифры будут при магнии — 9.86, а при одном кальции — 3.17. Наименьшее расхождение дает однократная доза извести по г/к, где при магнии коэффициент коллоидности равен 9.52, а при кальции — 9.50. При дальнейшем увеличении $CaCO_3$ коэффициент коллоидности неизменно возрастает, причем абсолютные его цифры в присутствии магния стоят гораздо выше, чем при одном кальции.

Максимальной величины коллоидность корня достигает при четырехкратной дозе извести в присутствии магния, где K = 14.04, и затем снижается при шестикратной.

Совместное же присутствие кальция и магния, где последнего вносится на 25% сверх взятых градаций извести по г/к, делает коллоидную систему как бы более связанной и устойчивой: абсолютные цифры коэффициента коллоидности не бывают ниже 7.44 при двукратной г/к и максимального значения K = 10.24 достигают при однократной г/к. Перелом кривой и дальнейший подъем коэффициента коллоидности начинаются с двукратного увеличения кальция по г/к. Таким образом, рассматривая данные по определению коллоидности корней свеклы при известковании, отмечаем следующее:

1. Внесение бора и железа на фоне NPK резко снижает коллоидность свеклы с 8.97 до 3.77.

2. Внесение $CaCO_3$ на фоне NPK бора и железа дает увеличение коллоидности, начиная с однократной дозы извести. Однако свекла при половинной дозе извести по г/к ведет себя несколько обособленно, снижая до минимума коллоидность К = 3,17, чем выделяется как от малых доз, так и от повышенных.

3. Максимальная коллоидность свеклы, равная 11.60, получается при четырехкратном количестве извести в присутствии одного Са.

4. Внесение магния в пределах 25% от взятых норм извести по г/к увеличивает общее содержание в растении гидрофильных коллоидов. При этом минимальное их количество наблюдается при однократной дозе $CaCO_3$, внесенной по г/к, а максимальное — при четырехкратной.

5. Внесение магния в размере сверх 25% от количества кальция обнаруживает антагонизирующее действие по отношению к кальцию, но так как кальция вносится по сравнению с магнием гораздо больше, то активность магния становится пониженной, благодаря присутствию избытка кальция, и динамика коллоидности как результат этих двух взаимно противоположных действий (кальция и магния) занимает в общем среднее положение по сравнению с двумя рассмотренными выше кривыми коллоидности сахарной свеклы.

Коллоидность сока листьев сахарной свеклы отличается своими особенностями по сравнению с корнями. Прежде всего общее количество коллоидов в листьях гораздо больше, чем в корнях. Во всех анализах коэффициент коллоидности не был меньше К = 18.94 и максимального значения он достигал К = 40.86. Такой большой коэффициент коллоидности листьев свеклы стоит, очевидно, в связи с самим назначением листа, где в результате жизнедеятельности хлорофиллоносных клеток создается органическое вещество, причем здесь наряду с другими веществами образуются и гидрофильные коллоиды.

Вместе с остальными продуктами фотосинтеза эти вещества (гидрофильные коллоиды) поступают из листьев в корень. Поэтому мы считаем, что гидрофильные коллоиды листьев свеклы, их содержание в последних будет зависеть от возраста листьев, и чем больше будет листовая поверхность, тем больше есть оснований считать свеклу способной к образованию органических веществ, в том числе и гидрофильных коллоидов.

Наши исследования по накоплению коллоидов в свекле (в полевых условиях 1935 г.) показали, что с возрастом свеклы содержание коллоидов в корне меняется, причем созревание свеклы ведет к увеличению коллоидов в последнем.

Однако, так ли идет в период вегетации изменение коллоидности листа сахарной свеклы, как и корня, или иначе, без специальных исследований ответить нельзя. Есть все основания ожидать другой динамики коллоидов в листе, чем в корне, в процессе роста, так как вероятно, что гидрофильные коллоиды, образующиеся в листе вместе с остальными продуктами фотосинтеза, передвигаются в корень. Поэтому к моменту уборки свеклы, когда мы даем окончательную коллоидно-химическую характеристику последней, вполне вероятно ожидать иной, прямо противоположной картины коллоидности листа, чем корня, если мы попытаемся проследить общую тенденцию.

Наиболее равномерное развитие листьев свеклы в нашем опыте получено при совместном присутствии кальция и магния, когда последнего внесено 25% от взятых норм по г/к. Характерной осо-

бенностью здесь является то, что кальций и магний дают (2-я серия) уменьшение коллоидности листьев по сравнению с контролем (без удобрения). Так, если контроль дает К = 33.91, то кальций и магний снижают коллоидность при 1/4 гидролитической кислотности до 23.33, при половинной г/к до 25.08, при шестикратной г/к коллоидность становится равной К = 21.56 и лишь при четырехкратной г/к дает К = 33.67, т. е. приближающийся к контролю. Общий характер хода коллоидности листьев в данной серии при совместном присутствии кальция и магния в возрастающих дозах этих двух компонентов аналогичен коллоидности соответствующих корней сахарной свеклы, выражаясь в абсолютных цифрах в 2—3 раза больше в листе, чем в корне.

Наибольший коэффициент коллоидности К = 33.67 листа точно так же, как и корня, получен при четырехкратных дозах извести по г/к (2-я серия).

Внесение NPK, увеличивая по сравнению с контролем (без удобрения) общий урожай как корней, так и ботвы, вместе с тем увеличивает количество коллоидов в последней. Бор и железо, резко понижающие коллоидность корня свеклы, свое влияние на коллоидность листа оказали незначительно, уменьшив в последнем с К = 40.86 до К = 40.07. Внесение только одного кальция без магния на фоне NPK бора и железа, в пределах 1/4—1/2 г/к отражается на листьях свеклы, уменьшая в них содержание коллоидов (до К = 27.78).

Данные, приведенные в табл. 1, говорят о том, что в нашем опыте, несмотря на различное значение К в корнях и в листьях, а также несмотря на отдельные отклонения К в листьях, все же общая тенденция такова:

1. Чем больше внесено кальция (на черноземе), тем меньше коллоидность листьев и тем больше коллоидность корней сахарной свеклы.

2. Совместное внесение кальция и магния (25% сверх норм по гидролитической кислотности) уменьшает это вредное одностороннее воздействие каждого из них и при высоких дозах, как 2, 4 и 6 г/к, дает свеклу с меньшим содержанием коллоидов как в корне, так и в листьях.

Вязкость и поверхностное натяжение

Эти два свойства свекловичного сока служат показателем коллоидного состояния вещества. Работами Sven Oden'a [26] показано, что чем более высоко диспергировано вещество, тем больше его вязкость. Следовательно, вязкость может служить до некоторой степени показателем дисперсности данного раствора, а чем больше дисперсность вещества, тем, стало-быть, выше его свободная поверхностная энергия и тем меньшего поверхностного натяжения можно ожидать. Поверхностно активные вещества, как соли одновалентных металлов, должны действовать в сторону увеличения степени дисперсности раствора. Действие же таких катионов, как кальций и магний, являющихся коагуляторами, направлено в сторону уменьшения дисперсности системы. Поэтому теоретически возможно ожидать, что внесение кальция и магния в возрастающих дозах в почву, ведущее к увеличению поступления их в сахарную свеклу, выросшую на этой почве, дает свекловичный сок менее диспергированным, с меньшей вязкостью. Вязкие же растворы, как известно, затрудняют технологический процесс сахароварения. В опытах мы определяли

вязкость вискозиметром Оствальда и поверхностное натяжение прибором системы Ребиндера. Удельный вес определялся пикнометром.

Рассмотрим полученные данные (табл. 2). Внесение NPK уменьшает вязкость раствора (свекловичного сока) с 3.233 до 2.713, а бор и железо увеличили вязкость сока до 3.604. Известь, внесенная в малых дозах до 1 г/к, увеличила вязкость сока. Дальнейшее же увеличение доз Ca дает уменьшение вязкости растворов.

Прибавление магния дало уменьшение вязкости по сравнению с действием кальция, причем вязкость становится тем меньшей, чем большие дозы магния вносятся. Здесь так же, как и на содержании коллоидов, заметно своеобразное воздействие магния, но в то время как магний увеличил количество гидрофильных коллоидов, вязкость свекловичного сока от прибавления магния уменьшается. Дальнейшее увеличение доз магния сверх взятых норм г/к (третья серия) дает еще большее снижение вязкости растворов.

На соке корня (табл. 2) наиболее резко заметно, что при увеличении вязкости раствора поверхностное натяжение уменьшается. Удельный вес сока корней свеклы имеет сравнительно небольшие амплитуды колебаний, обусловленные в значительной мере содержанием сахара в корне, и по своему ходу динамика удельного веса сока корня напоминает кривую сахаристости.

На листьях прибавление NPK дает снижение вязкости сока. Микроэлементы слегка снижают вязкость сока. Известкование в малых дозах (¼) увеличивает вязкость, а дальнейшее прибавление кальция (до 2 г/к) не дает эффекта на вязкости сока, и последняя близка к фону NPK, B и Fe.

Внесение магния в пределах до 4-кратных доз на фоне Ca дает снижение вязкости сока листьев. Наконец, магний, внесенный в 25% сверх взятых норм г/к, своего положительного воздействия по понижению вязкости растворов уже не оказывает, и вязкость сока в листьях в 3-й серии слегка повышена, что должно быть отнесено за счет Ca. Наивысшая вязкость (в соке листьев) имеется при двукратной дозе извести.

Поверхностное натяжение сока листьев с прибавлением доз извести систематически падает, и наименьшего значения оно достигает при наличии магния. Удельный вес сока имеет сходную с вязкостью зависимость. Таким образом на соке корней свеклы наиболее заметно то, что теоретически возможно было ожидать, а именно: от прибавления извести, в особенности при одновременном внесении Ca и Mg, вязкость сока, а следовательно, и его дисперсность уменьшаются. На листьях совместное внесение Ca и Mg дает противоположный эффект, т. е. увеличение вязкости раствора и уменьшение поверхностного натяжения. Такое своеобразное поведение вязкости листьев может быть объяснено только тем, что в листьях в отличие от корней (где концентрируются преимущественно сахара) имеется ряд продуктов фотосинтеза, увеличивающих вязкость растворов. Косвенным показателем этого и служит удельный вес сока, имеющий бóльшую величину и бóльшую амплитуду колебаний в листьях, чем в корнях.

Выводы

На основании проведенного изучения динамики коллоидно-химических изменений, происходящих в сахарной свекле, при внесении извести в почву в увеличивающихся дозах, приходим к следующим заключениям:

Таблица 2

Физико-химические изменения клеточного сока свеклы в зависимости от доз извести

Схема	Процент растворенных сухих веществ в клеточном соке	Процент сахара в клеточном соке	Удельный вес клеточного сока		Вязкость клеточного сока		Поверхностное натяжение в динах на см²	
			лист	корень	лист	корень	лист	корень
О	6.60	20.2	1.0110	1.0797	1.267	3.233	57.09	58.47
NPK	7.65	21.95	1.0148	1.0694	1,265	2.713	57.99	61.66
NPKBFe	5.65	22.55	1.0099	1.0735	1.259	3.604	58.59	55.52
NPKB ¼ + г/к Ca	9.0	21.95	1.0231	1.0744	1.297	2.485	55.87	63.19
» ½ + » »	7.0	20.85	1.0169	1.0673	1.257	2.457	56.82	61.07
» 1 + » »	7.0	21.95	1.0109	1.0708	1.250	3.389	55.52	59.41
» 2 + » »	6.9	23.15	1.0126	1.0757	1.295	2.821	54.81	63.31
» 4 + » »	7.6	23.15	1.0130	1.0741	1.198	3.285	54.57	61.30
» 6 + » »	7.65	23.15	1.0128	1.0715	1.241	2.718	58.63	64.49
NPKBFe + ¼ 25% Mg	7.6	21.95	1.0149	1.0707	1.276	3.275	53.74	60.71
» + ½ 25% »	7.65	23.75	1.0146	1.0740	1.177	2.644	56.46	58.94
» + 1 25% »	7.6	21.35	1.0081	1.0676	1.160	3.311	51.74	61.30
» + 2 25% »	7.65	20.45	1.0151	1.0729	1.266	3.213	48.90	62.84
» + 4 25% »	6.65	20.80	1.0097	1.0680	1.194	2.345	50.32	58.94
» + 6 25% »	8.3	23.15	1.0191	1.0759	1.303	3.303	48.55	55.87
NPKBFe + ¼ г/к Ca + 25% Mg	7.0	22.55	1.0120	1.0719	1.261	2.627	49.14	60.24
» + ½ » » + 25% »	7.65	22.55	1.0169	1.0754	1.288	2.641	49.73	58.00
» + 1 » » + 25% »	8.3	24.05	1.0208	1.0831	1.305	2.955	48.73	56.58
» + 2 » » + 25% »	8.0	28.15	1.0174	1.0743	1.301	2.747	50.67	57.52
» + 4 » » + 25% »	7.25	23.15	1.0117	1.0763	1.251	3.052	53.39	61.19
» + 6 » » + 25% »	7.65	23.15	1.0120	1.0749	1.280	2.841	50.32	58.59

1. Изменение почвенных условий путем внесения возрастающих доз извести отражается на сахарной свекле, выросшей на этой почве, а также на составе и физико-химических свойствах самого почвенного поглощающегося комплекса.

Урожайность свеклы при этом возрастает, если в качестве основного обязательного фона для известкования чернозема берется не только полное минеральное удобрение (NPK), но вносятся в почву бор и железо.

2. В качестве наилучших компонентов при известковании следует брать кальций и магний, внося последний до 25% сверх взятых норм извести по гидролитической кислотности (г/к). При этом Mg, активизирующий всю растительную и почвенную систему, оказывает до некоторой степени антагонизирующее воздействие по отношению к Ca. По урожайности наивысшая величина в условиях опыта получена при двукратной дозе Ca, а по сахаристости даже такие большие дозы извести, как 4- и 6-кратные, не оказывают особо отрицательного воздействия.

3. Содержание коллоидов в корне свеклы, являющееся важным показателем ее качества, должно входить наряду с другими показателями как основной критерий при оценке всех приемов агрономического воздействия на сахарную свеклу. Такая мера, как известкование, резко сказывается на характере коллоидности сахарной свеклы.

При этом: а) Внесение бора и железа на фоне NPK снижает содержание коллоидов в корне свеклы.

б) С увеличением доз извести увеличивается коллоидность корня и уменьшается коллоидность листьев сахарной свеклы.

в) Минимальный коэффициент коллоидности свеклы получен при половинной дозе извести по г/к, а максимального значения он достигает при 4-кратной дозе $CaCO_3$.

г) Внесение Mg увеличивает содержание гидрофильных коллоидов, и потому во избежание излишнего накопления в сахарной свекле вредных примесей коллоидального характера Mg необходимо вносить на фоне Ca (беря его до 25% от норм Ca, внесенного по г/к), чтобы получить свеклу с небольшим содержанием коллоидов как в корне, так и в листьях.

4. Внесение извести в почву в возрастающих дозах дает сахарную свеклу с меньшей вязкостью ее сока. В листьях свеклы возрастающие дозы извести дают противоположный эффект: вязкость их сока увеличивается.

5. При увеличении вязкости свекловичного сока в корне поверхностное натяжение его уменьшается.

6. При увеличении доз извести в почве степень насыщенности основаниями непрерывно возрастет, а г/к падает и pH передвигается в щелочную сторону.

Воронежская областная опытная станция.
Отдел физиологии.

Поступило
7.XII.1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Бобко Е. В. и Белоусов М. А., Химизация соц. земледелия, № 3, 1934.
[2] Бобко Е. В. и Сывороткин Г. С., Хим. соц. земл., № 8, 1935.
[3] Гедройц К. К., Почвенные обменные катионы и растения, Удобрение и урожай, 1931.
[4] Думанский А. В. и Симонова Е. Ф., Изв. Гос. научн.-иссл. ин-та колл. хим., № 1, 1933.

[5] Садиков В. С., Живое существо и его виды, Природа, 1934.
[6] Смирнов А. И., Бор как регулятор роста табака, 1929.
[7] Талыблы Г. А., Химизация соц. земл., № 7, 1935.
[8] Шестаков А. Г. и Швынденков В. Г., Химиз. соц. земл., № 6, 1934.
[9] Школьник М., Известия Акад. Наук, № 8, 1933.
[10] Щербаков А. П., Химиз. соц. землед., № 7, 1935.
[11] Щербаков А. П., О состоянии воды в организмах, Успехи биол. хим., XI, 1934.
[12] Brandenburg E., Physiologische Ziekten der Bieten II., Hartrotoorzaak en bestrijding Mede deelingen Van het Instituut voor Suiker bietenteelt, 1932.
[13] Brenchley W. u. Tdorinfroh T., Proc. Roy. Soc. 98 B. 373, 399.
[14] Gortner K. A., Trans. Faraday Soc., 26, 678, 1930.
[15] Gortner K. A., Annal Rev. of biochemistry, vol. 21, 1932.
[16] Grollman A., Journ. Gen. Physiol., 14, 166, 1931.
[17] Jones J., Gortner K., Journ. phys. chem., 36, 387, 1932.
[18] Johnston, Science n. S., 67, 324, 1928.; Plant Physiol. 4, 31, 1929.
[19] Johnston, Soil Sci, 26, 173, 1928.
[20] Johnston, Journ. ch. Educ., 5, 1235; 1929.
[21] Mc. Murtrey, J. Agr. Res., 38, 371, 1929.
[22] Neivton u. Gortner, Journ. Am. Chem. Soc., 43, 2406, 1921.
[23] Nelson O. A. u. Hullet G. A., Journ. Ind. Eng. chem., 12, 40, 1929.
[24] Robinson W., Monograph 5, 199, 1928.
[25] Schmacker, Naturwissenschaften, 20, 839, 1932, Planta 16, 378, 1932.
[26] Sven Oden J. A., Z. f. phys. Ch., 80, 709, 1912.
[27] Svoanback-Pl., Phys. 2, 175, 1927.

T. T. DEMIDENKO, A. A. KULKESS AND V. P. POPOV. INFLUENCE OF THE CORRELATION OF CALCIUM AND OF MAGNESIUM ON THE ACCUMULATION OF COLLOIDS IN BEETS

SUMMARY

On the basis of research made concerning the dynamics of colloidal-chemical changes occurring in sugar beets when lime is introduced into the soil in increasing doses, we arrive at the conclusion.

1. The change of the soil conditions occasioned by the introduction of growing doses of lime is reflected on the sugar-beets having grown up on this soil, and also on the composition and on the physico-chemical properties of the soil absorbing complex itself.

In this case, the yielding capacity of the beets increases if, as a basic obligatory foundation for the liming of chernozem, is taken not only a complete mineral fertilizer (NPK), but Boron and Iron are also introduced into the soil.

2. As the best components in liming, Calcium and Magnesium should be taken, introducing the latter up to 25 per cent above the norms taken according to hydrolitic acidity. In this case, Mg activating the whole vegetative and soil system exercises, to a certain extent, an antagonistic influence in regard to Ca. The highest value for yielding capacity in experimental conditions was obtained with a double dose of Ca, while for sucrosity even such large doses of lime, as 4-and 6-fold ones did not exercise any special negative influence.

3. The content of colloids in the roots of beets being an important index of the latter's quality, it should enter, on a level with other indices, as a basic criterion for evaluating all the methods of agronomic influence upon sugar beets. Such a measure as liming sharply tells on the character of sugar-beets colloidness.

In this case:

a) the introduction of Boron and of Iron on the foundation of NPK lowers the content of colloids in the beet-root; b) with the increase of the doses of lime, the colloidness of the root increases while the colloidness of the leaves of the sugar-beet decreases;

c) the minimum coefficient of beet colloidness was obtained with a half dose of lime according to hydrolitic acidity, and it reaches its maximum value with a 4-fold dose of $CaCo_3$;

d) the introduction of Mg increases the content of hydrophile colloids; therefore,— in order to avoid a surplus accumulation of harmful admixtures of a colloidal character in the beets,— it is necessary to introduce Mg on the background of Ca (taking as much as 25 per cent of the latter from the norms of Ca introduced according to hydrolitic acidity) in order to obtain beets with a small (low) content of colloids in the roots, as well as in the leaves.

4. The introduction of lime into the soil in increasing doses gives a sugar-beet with a lesser viscosity of the juice. In the leaves of beets the increasing doses of lime produce an opposite effect: the viscosity of their juice increases.

5. When the viscosity of the beet juice increases in the root — the surface tention of the latter decreases.

6. When the doses of lime in the soil increase, the degree of saturation with bases continually iucreases, while the hydrolitic acidity falls, and pH is shifted towards the alcaline side.

Station Latnaiya, Moskow-Don R. R.
Voronej Prov. Exper. Station.

Поступило
7.XII. 1937.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ИСАКОВА

ЗНАЧЕНИЕ БАКТЕРИАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ ПРИ ПОЛНОМ ОБЕСПЕЧЕНИИ РАСТЕНИЯ ОСНОВНЫМ МИНЕРАЛЬНЫМ ПИТАНИЕМ

(Представлено академиком А. А. Рихтером)

Автор указывает, что пшеница при обеспечении полностью ее потребностей в минеральном питании сильно отзывается на внесение бактериальных удобрений. Вико-овсяная смесь и горох в этих условиях дают положительный эффект лишь в отдельных случаях. Бактериальные удобрения повышают качество продукции, т. е. натуру зерна в случае пшеницы и гороха, в случае вико-овсяной смеси — качество сена, увеличивая содержание азота и фосфора в нем. Обеспечение полного минерального питания приводит к некоторому ослаблению эффекта воздействия бактериальных удобрений.

Взаимодействие растений и микроорганизмов при изучении растительной культуры имеет громадное значение. Питание растительного организма, использование почвенных минеральных веществ во многом зависят от наличия в почве микроорганизмов. Плодородие почвы зависит от обогащенности ее бактериальной флорой. Чем богаче микробное население почвы, тем выше ее плодородие. Это положение было подтверждено прямыми исследованиями Стоклаза ([12]). На основании своих многолетних исследований он приходит к заключению, что только при наличии бактериального населения растения могут развиваться вполне нормально, культивирование же растений в стерильных условиях приводит к понижению продукции. Наши наблюдения показали увеличение продукции у пшеницы и других растений после бактеризации посевного материала и внесения бактериальных удобрений. Вторая и третья инфекции бактериями приводят к еще большему увеличению продукции.

Наличие в почве активизированной микрофлоры (ризосфера) и удобрение ею приводят, по результатам исследований ряда авторов, к значительному повышению урожайности. Гильтнер [1] считает, что бобовые растения имеют в области корневой системы две различные группы бактерий: клубеньковые бактерии и так называемую сопутствующую микрофлору. По мнению исследователя, при заражении бобовых нитрагином необходимо сочетать обе группы. Такая постановка бактериальных удобрений значительно эффективнее, чем простая инокуляция клубеньковыми бактериями. Это положение подтверждают его опыты с сераделлой. Стоклаза ([12, 13]) в ряде исследо-

[1] Цитировано по Стоклаза ([12]).

ваний показал, что бактерии ризосферы помогают растению абсорбировать труднорастворимые минеральные компоненты почвы. Он считает ризосферных бактерий одним из главных факторов, обеспечивающих повышение урожаев. Действие ризосферных и бактериоризных микроорганизмов объясняется им накоплением большого количества CO_2 и выделением органических кислот. Выделение этих соединений приводит к растворению труднорастворимых почвенных фосфатов. Такие соединения, как фосфаты, кальций, калий и т. д., усваиваются растением значительно легче в присутствии бактерий. Растворяющая способность корней в присутствии и отсутствии бактерий хорошо подтверждена работами Фреда и Гааса, которые показали, что растворение мраморной пластинки в присутствии бактерий проходит значительно сильнее.

Заражение почв ризосферными микроорганизмами повышает как продукцию растительной массы, так и конечный урожай. По некоторым культурам повышение урожая достигает значительных размеров: оно колеблется от 30 до 120% ([4]). Опыты с бактериальным удобрением имеют значительное распространение как за границей, так и в СССР. Обычными объектами исследования являются патентованные культуры клубеньковых бактерий и азотоген. Наиболее типичными работами представляются исследования Гильтнера ([1]), Генкеля ([2]), Шелоумовой ([17, 18]), Демиденко ([3, 4]) и др. Культуры растений, наиболее часто используемые для опытов, были: свекла, пшеница и ряд огородных растений.

Растворяющая способность корневых систем выражена неодинаково у различных культур. Наиболее изученным является растворение труднорастворимых форм фосфатов различными растениями; эти исследования проведены в различных вариантах Полосиным ([9]), Чириковым ([16]) и др. Многие исследователи наблюдали значительное растворение фосфатов культурой люпина. Прянишников ([11]), Полосин ([9]) и ряд других исследователей считают, что способность люпина к растворению минеральных веществ находится в тесной связи с корневыми выделениями. К этим растениям Прянишников относит люпин, горох, горчицу и гречиху. Растворение фосфатов люпином, по его мнению, происходит в таких количествах, что обеспечивает развитие не только люпина, но и сопутствующего ему овса. Этому вопросу Прянишников уделяет много внимания, что получило отражение во многих его работах. Пфейффер ([10]) также находит, что почвенные фосфаты неодинаково используются различными растениями. Различия в абсорбции почвенных минеральных веществ объясняются как присутствием в почве активизированной микрофлоры, селектируемой корнями растений, так и наличием корневых выделений. Активизированная микрофлора в значительной мере изменяет минеральный комплекс, способствуя его растворению.

В связи с нашими предыдущими работами, показавшими всю значимость для растительной культуры активизированного бактериального комплекса, явилась необходимость изучения реакции различных растений на внесение бактериальных удобрений в сочетании с минеральными удобрениями.

Цель опытов и условия их проведения

Целью исследования явилась необходимость выявления значимости бактериальных удобрений при полном обеспечении растения основным минеральным питанием — азотом, фосфором и калием.

Кроме того наличие удобренного фона могло помочь выявлению действительной сущности положительного влияния азотобактера на растения, так как ассимиляционный процесс при наличии в почве достаточного количества растворимого азота в виде азотнокислого калия мало вероятен.

В задачу исследований входило также выяснение сохранения значимости комплексных удобрений бактериориз и азотобактера. В отношении вико-овсяной смеси была поставлена задача подыскания наиболее рациональных бактериальных удобрений, обеспечивающих лучшие качества корма, т. е. его белковость.

В исследованиях, проведенных с горохом, считали необходимым проверить, сохранят ли бактериальные удобрения, в частности нитрагин, свое значение при культуре гороха на плодородных, обеспеченных минеральными веществами почвах, богатых как органическим, так и растворимым азотом, а также, какое влияние окажет на действие нитрагина наличие бактериоризных микроорганизмов.

Добавочные бактериальные инфекции почвы, положительное влияние которых хорошо выявилось при культуре на неудобренных почвах, должны быть проверены на удобренном фоне.

Объектами исследования служили пшеница Hordeiforme 0189, вико-овсяная смесь и горох.

Пшеница и вико-овсяная смесь культивировались на тяжелом, мало плодородном суглинке. В качестве удобрения использовался фосфорит, содержащий 20% фосфора, растворимый азот вносился в виде KNO_3; использование азотнокислого калия объясняется необходимостью обеспечения растений не только фосфором и азотом, но и калием в доступной форме.

Смешивания почвы с песком не производилось. Перед набивкой в почву внесено 2 г фосфорита и азотнокислого калия в количестве 3.03 г на сосуд. Почва доводилась до 60% от полной влагоемкости, и эта влажность сохранялась до конца опыта. Полив производился по весу.

В почву опытных сосудов, которые шли под пшеницу и вико-овсяную смесь и по схеме опытов должны получить заражение азотобактером, вносился также в значительном количестве азот в форме KNO_3. Этим создавались условия, при которых ассимиляция азота азотобактером затруднялась. При такой постановке обеспечивалась возможность выяснения природы воздействия этого организма на растение.

Техника получения бактериальных взвесей нами неоднократно описана, и останавливаться на ней нет необходимости.

Каждый вариант опыта имел две группы растений. Одна получала бактериальное удобрение в виде обработки семян (24-часовая обработка), другая получала дополнительную инфекцию в количестве 25 $см^3$ взвеси на сосуд в период начала кущения.

Опыт с пшеницей

Схема опыта

1. Контроль — почва, получившая минеральное удобрение
2. Бактериориза люпина — почва, получившая минеральное удобрение + активизированный, бактериальный комплекс
3. Бактериориза горчицы—почва, получившая минеральное удобрение + активизированный, бактериальный комплекс
4. Бактериориза пшеницы — почва, получившая минеральное удобрение + активизированный, бактериальный комплекс

5. Азотобактер — почва, получившая минеральное удобрение; в почву введена чистая культура азотобактера
6. Бактериориза люпина + азотобактер—почва, получившая минеральное удобрение; почва заражена комплексом бактерий
7. Бактериориза горчицы + азотобактер—почва, получившая минеральное удобрение; почва заражена комплексом бактерий
8. Бактериориза пшеницы + азотобактер — почва, получившая минеральное удобрение; почва заражена комплексом бактерий

Посев произведен 23.V.1937. Прореживание сделано 29.V.1937, после чего в сосудах оставлено всего по 10 растений. Вторичная инфекция проведена 8.VI.1937. Всходы по различным вариантам обнаружены одновременно; резких отклонений не наблюдалось. Кущение наиболее энергично протекало по вариантам, получившим бактериоризы горчицы и пшеницы в комплексе с азотобактером, более слабое кущение отмечено по контролю и вариантам, получившим однозначное бактериальное удобрение в виде бактериориз. Выравненность в развитии растений наблюдалась до наступления стадии колошения. В стадию колошения различия между вариантами обозначились наиболее четко. Промеры длины растений и колоса могут служить внешним показателем реакции растений на воздействие бактериальных удобрений. Длина растений измерялась два раза: 25.VI в стадию выхода в трубку и 2.VII в период колошения; 2.VII были сделаны промеры колосьев. Во время первого промера различия между контролем и опытными растениями в максимальном выражении достигали 3 см. При втором промере различия в сильной мере возросли и достигали в максимальном выражении 11 см.

Таблица 1

Высота растений и длина колоса пшеницы Hordeiforme 0189

Схема опыта	Количество инфекций	Высота в см в стадию выхода в трубку 25. VI. 1937	Высота в см в стадию цветения 2. VI. 1937	Длина колоса в мм
Контроль	—	53.0	68.0	65.0
Бактериориза люпина	1	54.3	69.9	64.0
	2	54.0	71.9	65.0
Бактериориза горчицы	1	56.5	70.4	66.0
	2	53.5	75.4	64.0
Бактериориза пшеницы	1	53.0	76.8	64.0
	2	55.8	79.3	68.0
Азотобактер	1	57.5	79.6	69.0
	2	54.0	74.1	67.0
Бактериориза люпина + азотобактер	1	53.5	71.4	64.0
	2	57.1	79.3	68.0
Бактериориза горчицы + азотобактер	1	55.0	76.7	67.0
	2	55.5	74.2	66.0
Бактериориза пшеницы + азотобактер	1	57.5	77.7	69.0
	2	53.5	76.6	63.0

Промеры в период выхода в трубку показывают очень небольшие отклонения опытных растений от контроля. В стадии цветения они отмечают более значительные различия между опытными и контрольными растениями. Максимальный рост отмечен при воздействии одних бактериориз у растений, получивших двукратную бактериальную инфекцию, варианты же, инфецированные только азотобактером и в комплексе с бактериоризой горчицы, показали лучший рост при однократном воздействии.

Длина колоса изменяется незначительно по различным вариантам. Наиболее длинные колосья отмечены по вариантам, получившим

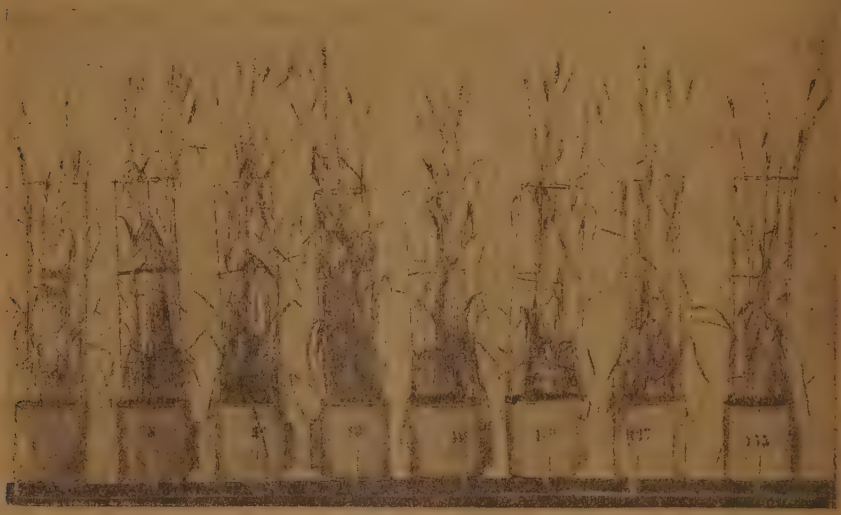
Фиг. 1. Развитие пшеницы Hordeiforme 0189 при однократной бактериальной инфекции (бактеризация семян): № 1 — контроль; № 2 — бактериориза люпина; № 34—бактериориза горчицы; № 67 — бактериориза пшеницы; № 107 — азотобактер в чистой культуре; № 105 — бактериориза люпина + азотобактер; № 123 — бактериориза горчицы + азотобактер; № 131 — бактериориза пшеницы + азотобактер.

удобрение азотобактером и при комплексировании его с бактериоризой пшеницы в случае обработки семян бактериальной смесью. При двукратной инфекции лучшие показатели получены по вариантам с бактериоризой пшеницы и комплексом бактериоризы люпина с азотобактером.

Фиг. 1 и 2 демонстрируют развитие растений по обеим группам. Фиг. 1 представляет развитие растений при обработке семян различными комплексами бактерий. Значительный эффект получен при удобрении бактериоризой пшеницы, азотобактером и комплексом бактериоризы люпина и азотобактера. На фиг. 2 показаны растения, получившие двукратную инфекцию; наилучший эффект отмечен по растениям, получившим бактериоризу пшеницы, комплексное удобрение бактериоризы горчицы с азотобактером. Азотобактер дает явное угнетение растений в сравнении с другими вариантами при двукратной инфекции.

Предыдущие работы показали сдвиги в накоплении азота и фосфора в листьях в связи с бактериальными удобрениями на почвах мало плодородных и неудобренных; в связи с этим было жела-

тельно проследить этот процесс при полном обеспечении растений минеральным питанием, так как наличие активизированного бактериального комплекса и усиление его деятельности в корневой зоне



Фиг. 2. Развитие пшеницы Hordeiforme 0189 при двукратной бактериальной инфекции (бактеризация семян и в стадии кущения): № 1 — контроль; № 23 — бактериориза люпина; № 50 — бактериориза горчицы; № 103 — бактериориза пшеницы; № 111 — азотобактер в чистой культуре; № 119 — бактериориза люпина + азотобактер; № 127 — бактериориза горчицы + азотобактер; № 135 — бактериориза + азотобактер.

не могло пройти бесследно для растений. Проведенные анализы показывают накопление азота и фосфора в листьях пшеницы Hordeiforme 0189 в период цветения.

Накопление азота и фосфора в листьях

Схема опыта / Накопление веществ в листьях	Контроль	Бактериориза люпина		Бактериориза горчицы	
		1	2	1	2
Азота, в %	0.52	0.45	1.02	0.93	1.04
Фосфора, в %	0.003	0.0054	0.0034	0.003	0.0039

1 — однократное воздействие.
2 — двукратное воздействие.

Бактериальное воздействие в резкой мере повысило содержание азота в листьях. При однократном воздействии наибольшие количества его обнаружены по вариантам, получившим бактериоризы пшеницы и горчицы, а также комплексное воздействие бактериоризы пшеницы + азотобактер. При двукратном — максимальное накопление

азота отмечено по вариантам с бактериоризой люпина, горчицы, азотобактера, а при комплексных удобрениях с бактериоризой люпина и пшеницы с добавлением азотобактера. Накопление в листьях фосфора наиболее благоприятно складывалось у растений, получивших однократную инфекцию бактериоризой люпина и по вариантам с бактериоризами люпина и горчицы в смеси с азотобактером. Двукратная инфекция дала лучшие показатели накопления фосфора в листьях по растениям, получившим бактериоризу пшеницы и азотобактера. В остальных случаях накопление фосфора в листьях не превышает контроля.

Из приведенных цифр видно, что эффект от бактериальных удобрений прежде всего сказался на поступлении веществ в растения. По накоплению в листьях азота удобренные растения сильно превосходят контроль.

Двукратная проверка опытных растений на присутствие азотобактера в корневой системе показала, что значительные колонии азотобактера обнаружены по вариантам, получившим бактериоризы горчицы, пшеницы, азотобактера и бактериоризы горчицы и пшеницы, комплексированные с азотобактером.

Бактериориза люпина одна и в смеси с азотобактером так же, как и контроль, дает полное отсутствие развития азотобактера на корнях пшеницы.

Результаты урожая, сведенные в табл. 3, дают полную картину воздействия бактерий на развитие пшеницы Hordeiforme 0189.

Из результатов опыта видно, что бактериальные удобрения в значительной степени повышают репродуктивную способность растений. По различным вариантам увеличение продукции колеблется от 6 до 54%. Качество зерна, а именно его вес, в сильной мере повышается при введении бактериальных удобрений. Колебание прибавок в весе зерна находится в пределах 9—49%, смотря по вариантам. Растения отрицательно прореагировали на бактериальное воздействие накоплением зеленой массы. Вес соломы по удобренным вариантам ниже контроля. В отдельных случаях, например, по варианту, получившему

Таблица 2

в момент цветения пшеницы (8/VII 1937 г.)

Бактериориза пшеницы		Азотобактер		Бактериориза люпина + азотобактер		Бактериориза горчицы + азотобактер		Бактериориза пшеницы + азотобактер	
1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
1.18	0.65	0.59	1.11	0.86	0.95	0.70	0.40	0.94	0.96
0.0025	0.006	0.003	0.0056	0.005	0.002	0.0042	0.0032	0.0027	0.0027

бактериоризу горчицы, понижение достигает 22% в сравнении с контролем. Отсюда у бактеризированных вариантов складывается более благоприятное отношение зерна к соломе. Это отношение выражено наиболее благоприятно по вариантам, получившим бактериоризу горчицы + азотобактер: оно равно 0.93; у вариантов, полу-

чивших бактериоризу пшеницы 0.85; при удобрении бактериоризой горчицы — 0.83, при контроле — 0.57. Качество зерна в смысле его натуры также повышено. Если 100 зерен контроля весят 3.78 г, то, начиная с вариантов, удобренных бактериоризой горчицы, эта величина повышается до 4 г с максимумом по азотобактеру (при однократной бактеризации), равным 4.40 г.

Таблица 3

Результаты урожая пшеницы Hordeiforme 0189

Схема опыта	Количество инфекций	Количество зерен на сосуд	Процент от контроля	Вес зерна в г на сосуд	Процент от контроля	Вес соломы в г	Процент от контроля	Отношение зерно : солома	Вес 100 зерен
Контроль	—	287	100.0	11.46	100.0	20.04	100.0	0.57	3.78
Бактериориза люпина	1	338	117.9	12.05	109.6	17.37	86.1	0.71	3.85
	2	292	101.7	10.77	93.9	16.82	83.8	0.64	3.68
Бактериориза горчицы	1	306	106.6	11.80	102.9	15.70	78,3	0.75	4.02
	2	443	154.3	17.10	149.1	20.36	101.5	0.83	4.18
Бактериориза пшеницы	1	350	121.9	14.25	124.3	16.94	84.5	0.85	4.05
	2	364	126.8	14.03	122.9	17.71	88.0	0.79	3.95
Азотобактер	1	363	126.4	15.08	131.5	19.46	97.1	0.76	4.40
	2	339	118.1	14.02	122.3	18.89	94.2	0.74	4.28
Бактериориза люпина + азотобактер	1	337	117.4	12.86	112.2	16.96	84.1	0.75	3.92
	2	317	106.9	12.80	112.2	17.01	84.8	0.75	4.28
Бактериориза горчицы + азотобактер	1	325	113.2	12.04	105.1	16.61	82.8	0.72	3.98
	2	337	117.4	13.4	117.1	14.41	71.4	0.93	4.10
Бактериориза пшеницы + азотобактер	1	340	118.4	14.80	129.1	18.95	94.5	0.78	4.32
	2	352	122.6	15.50	135.2	18.80	94.3	0.82	4.23

Примечание. Растения повреждены, часть урожая потеряна.

Вторая бактериальная инфекция при полной обеспеченности пшеницы минеральным питанием дала только в некоторых случаях положительный эффект. Он отмечен по бактериоризе горчицы и азотобактеру в смеси с бактериоризами пшеницы и горчицы, в остальных случаях урожай хотя и превышает контроль, все же он остается на уровне показателей при однократном удобрении.

На основании полученных результатов можно сказать, что бактериальные удобрения для пшеницы даже при полном обеспечении пшеницы минеральным питанием дают положительный эффект. Они способствуют увеличению накопления азота и фосфора в листьях растений, приводят к повышению продукции, повышают качество и полноценность урожая, смещают отношение зерна к соломе в сторону увеличения.

Опыт с вико-овсяной смесью

Опыт был заложен по следующей схеме:

1. Контроль
2. Бактериориза люпина
3. » вики + овса
4. » горчицы
5. Азотобактер
6. Бактериориза вики + овса + азотобактер
7. » люпина + азотобактер
8. » горчицы + азотобактер

Каждый вариант имел две группы растений с однократным воздействием и с добавочной инфекцией в стадию кущения овса. Почва и удобрение те же, что и в опыте с пшеницей. Повторность 4-кратная. Посев 23.V, вторая инфекция 1.VI.1937.

Посев произведен семенами после 24-часовой обработки соответствующими бактериальными взвесями, семена для контроля обрабатывались в течение того же времени водопроводной водой, как и в опыте с пшеницей. На развитие растений бактериальное воздействие не имело большого влияния.

Все растения по бактериальным удобрениям ни в коем случае не превышают контроля в накоплении зеленой массы, а в некоторых случаях (сосуд 147 и сосуд 185) это накопление значительно ниже, чем у контроля. Вторая инфекция не изменила наметившихся соотношений. Показатели урожая подтверждают это положение. В большинстве случаев количество как сырой, так и сухой массы по удобренным вариантам ниже, чем у контроля. Только в двух случаях получилось повышение накопления зеленой массы на 8% по сырому весу и на 17% по сухому. Результаты накопления зеленой массы представлены в табл. 4.

Таблица 4

Накопление зеленой массы вико-овсяной смеси к началу образования плодов

Схема опыта	Количество инфекций	Накопление сырой массы в г на сосуд	Процент от контроля	Накопление сухой массы в г на сосуд	Процент от контроля
Контроль	—	117.5	100.0	32.0	100 0
Бактериориза люпина	1	118.7	101.0	30.0	93.7
	2	112.5	95.7	26.0	81.2
Бактериориза вики+овса	1	120.0	108.0	29.7	92.8
	2	112.5	95.7	27.0	84.3
Бактериориза горчицы	1	113.7	96.7	30.2	94.3
	2	105.0	89.3	28.0	87.5
Азотобактер	1	107.5	91.4	28.7	89.6
	2	107.5	91.4	26.7	83.4
Бактериориза вики+овса+азотобактер	1	107.5	91.4	29.2	91.2
	2	105.0	89.3	23.2	72.5
Бактериориза люпина + азотобактер	1	127.5	108.5	37.5	117.5
	2	111.2	94.6	27.5	95.9
Бактериориза горчицы + азотобактер	1	115.0	97.8	29.7	92.8
	2	116.0	98.8	30.5	95.3

По всей вероятности, использованное нами бактериальное удобрение не отвечает требованиям этой смеси. Микрофлора испытанных растений не обеспечила потребностей растений, и накопление зеленой массы было ниже, чем у контроля. Подход к разрешению этой задачи должен быть изменен, т. е. требуется найти соответствующее бактериальное удобрение каждому компоненту смеси отдельно и уже после этого приступить к изучению воздействия на смесь, как таковую (табл. 5).

Таблица 5

Накопление азота и фосфора в листьях вико-овсяной смеси

Схема опыта	Количество инфекций	Количество азота, в %		Количество фосфора, в %	
		цветение	образование плодов	цветение	образование плодов
Контроль	—	0.84	0.35	0.0011	0.0023
Бактериориза люпина	1	0.71	0.42	0.0015	0.009
	2	1.12	0.60	0.0022	0.0006
Бактериориза вики + овса	1	0.53	0.29	0.0018	0.0017
	2	1.07	0.62	0.002	0.004
Бактериориза горчицы	1	0.30	0.36	0.0021	0.0013
	2	1.19	0.43	0.0013	0.0007
Азотобактер	1	1.14	0.61	0.0014	0.0035
	2	0.35	0.10	0.0015	0.0034
Бактериориза вики + овса + азотобактер	1	1.23	0.35	0.0026	0.0015
	2	0.27	0.20	0.0011	0.010
Бактериориза люпина + азотобактер	1	1.69	0.65	0.0011	0.0007
	2	0.68	0.16	0.0008	0.0007
Бактериориза горчицы + азотобактер	1	0.39	0.66	0.0014	0.006
	2	0.86	0.48	0.0011	0.0007

Результаты анализа показывают, что качество, т. е. кормовое достоинство вико-овсяной смеси значительно выше с применением бактериальных удобрений. Наличие азотобактера изменяет направление процессов накопления азота и фосфора в листьях. Все варианты, получившие бактериальное удобрение активизированной микрофлорой без примеси азотобактера, показывают значительное увеличение процента накопления азота и фосфора в листьях при двукратной инфекции. Варианты, получившие азотобактер и комбинированное с ним бактериоризное удобрение, показывают увеличенное накопление азота и фосфора при бактеризации семенного материала. Вторая инфекция в этом случае снижает качество сена в смысле его белковости и содержания фосфатов.

Таким образом бактериальные удобрения, хотя и не изменили в значительной степени количества урожая, все же подняли его качество: содержание азота в сене выше у бактеризированных растений, чем у контроля. Срок уборки имеет существенное значение, так как

задержка уборки вико-овсяной смеси приводит к понижению ее питательных качеств, а в отдельных случаях снижение содержания азота и фосфора идет значительно интенсивнее, чем в контроле.

Опыты с горохом

Опыты с горохом проведены на плодородной почве — черноземе с хорошей структурой, богатом гумусом. Кроме естественных запасов питательных веществ, к почве прибавлялась полная доза фосфорита и ½ дозы KNO_3. Таким образом растение обеспечивалось как органическим, так и растворимым азотом.

Схема исследования

1. Контроль.
2. Бактериориза пшеницы
3. » горчицы
4. » гороха
5. » люпина
6. Нитрагин
7. Бактериориза пшеницы + нитрагин
8. » горчицы + нитрагин
9. Бактериориза люпина + нитрагин
10. » гороха + нитрагин

Как и в предыдущих исследованиях, каждый вариант имел две группы растений, различаемых по количеству произведенных инфекций. Посев проведен 23.V, вторая инфекция 15.VI.1937. Растения развивались очень интенсивно, накопили большую зеленую массу и хорошо плодоносили. Фиг. 3 представляет развитие гороха, получившего только бактеризацию семенного материала. Слабое развитие отмечено по варианту, удобренному бактериоризой гороха. Мощное развитие наблюдалось по вариантам, удобренным нитрагином в смеси с бактериоризой гороха, бактериоризой горчицы и люпина. При двукратной инфекции лучшие показатели в накоплении зеленой массы получены по бактериоризе пшеницы, люпина и нитрагину (фиг. 4).

Исследования накопления азота и фосфора в листьях гороха были проведены два раза — в стадию бутонизации и при образовании первых плодов. Результаты сведены в табл. 6.

Просматривая результаты, видим, что при обеспечении гороха растворимым азотом накопление этого элемента в листьях в период бутонизации идет интенсивнее в контроле, чем в опытных вариантах. К показателям контроля приближаются бактериоризы гороха, люпина и нитрагина при второй инфекции. Остальные варианты показывают резкое отставание в накоплении азота. При начале образования плодов процесс оттока азота из листьев идет медленнее у опытных вариантов, чем у контроля, например, бактериоризы люпина, гороха при повторной инфекции и нитрагина при обработке семян, а также при комбинации нитрагина с бактериоризами пшеницы и горчицы. Накопление фосфора в стадию бутонизации выше, чем у контроля по нитрагину (обработка семян). При уборке гороха был произведен учет клубеньков и разрастание корневой системы гороха (табл. 7).

Отмечено, что при слабо развитой корневой системе почти всегда наблюдается очень незначительное развитие клубеньков или же полное их отсутствие. Хорошо развитая корневая система всегда имела большое количество клубеньков. Отсюда намечается связь между разрастанием корневой системы и наличием клубеньков. Все это говорит о том, что клубеньковые бактерии не только играют роль по-

Фиг. 3. Развитие гороха при воздействии бактериальным удобрением (бактеризация семян): № 8 — контроль; № 18 — бактериориза пшеницы; № 30 — бактериориза горчицы; № 42 — бактериориза люпина; № 55 — бактериориза гороха; № 63 — нитрагин; № 69 — бактериориза пшеницы + нитрагин; № 77 — бактериориза горчицы + нитрагин; № 85 — бактериориза люпина + нитрагин; № 92 — бактериориза гороха + нитрагин.

Фиг. 4. Развитие гороха при бактериальном удобрении (бактеризация семян и введение в период бутонизации): № 8 — контроль; № 24 — бактериориза пшеницы; № 38 — бактериориза горчицы; № 45 — бактериориза люпина; № 59 — бактериориза гороха; № 100 — нитрагин; № 73 — бактериориза пшеницы + нитрагин; № 81 — бактериориза горчицы + нитрагин; № 86 — бактериориза люпина + нитрагин; № 96 — бактериориза гороха + нитрагин.

Таблица 6

Накопление азота и фосфора в листьях гороха

Схема опыта	Количество инфекций	Количество азота, в %		Количество фосфора, в %	
		бутонизация	образование плодов	бутонизация	образование плодов
Контроль	—	1.99	0.54	0.0027	0.0024
Бактериориза пшеницы	1	1.10	0.37	0.0029	0.0014
	2	1.31	0.55	0.0030	0.0011
Бактериориза горчицы	1	1.20	0.30	0.0036	0.0024
	2	1.22	0.46	0.0015	0.0011
Бактериориза люпина	1	1.30	0.30	0.0016	0.0005
	2	1.82	0.91	0.0015	0.0008
Бактериориза гороха	1	1.20	0.49	0.0027	0.0006
	2	1.96	0,67	0.0020	0.0008
Нитрагин	1	0.77	0.48	0.0009	0.0016
	2	0.58	0.82	0.0013	0.0009
Бактериориза пшеницы + нитрагин	1	0.77	0.48	0.0009	0.0016
	2	0.58	0.82	0.0013	0.0009
Бактериориза горчицы + нитрагин	1	0.89	0.32	0.0023	0.0013
	2	0.86	0.77	0.0015	0.0011
Бактериориза люпина + нитрагин	1	0.51	0.45	0.0017	0.0008
	2	0.75	0.54	0.0025	0.0020
Бактериориза гороха + нитрагин	1	1.20	0.38	0.0023	0.0004
	2	1.50	0.40	0.0007	0.0004

ставщиков азота для растения; условия опыта исключают эту возможность потому, что среда сильно обогащена как органическим, так и растворимым азотом. Наличие клубеньков, повидимому, вызывало иную реакцию — оно способствовало разрастанию корневой системы. Это вполне возможно, так как доказано, что клубеньковые бактерии гороха обладают способностью подобно азотобактеру действовать на растения веществами регуляторного типа.

Анализ результатов урожая показывает направление процессов при бактериальном удобрении (табл. 8).

Цифры показывают, что при полном обеспечении бобового как фосфором, так и растворимым азотом лишь в отдельных случаях наблюдается повышение продукции. В большинстве случаев это совпадает с повторной инфекцией растений. Более определенный эффект получен по вариантам: бактериориза пшеницы, горчицы, люпина, гороха, нитрагина при повторной инфекции в случае комбинации нитрагина с бактериоризой. Высший эффект получен при комбинации бактериоризы гороха + азотобактер.

Более высокого качества урожай получен по бактериоризе пшеницы, нитрагину и бактериоризам люпина и гороха, комбинирован-

Учет клубеньков

Таблица 7

Схема опыта	Колич. инфекц.	Вес клубеньков, в г	Примечание
Контроль	—	0.48	Корневая система развита средне. На корнях преобладают крупные клубеньки, сильно разветвленные
Бактериориза пшеницы . .	1	0.18	Корневая система развита слабо. Клубеньки мелкие и средние по размеру.
	2	0.21	Корневая система развита средне. Имеются немногочисленные крупные клубеньки
Бактериориза горчицы . .	1	0.045	Корневая система развита очень слабо. Клубеньки почти отсутствуют
	2	0.42	Развитие корневой системы среднее. Клубеньки средние и крупные, мелкие отсутствуют
Бактериориза люпина . .	1	0.45	Среднее развитие корневой системы. Большое количество крупных клубеньков
	2	0.08	Слабое развитие корневой системы при полном отсутствии клубеньков
Бактериориза гороха . . .	1	0.19	Корневая система развита средне с преобладанием крупных клубеньков
	2	0.16	Корневая система развита сильно с преобладанием крупных и средних клубеньков
Нитрагин	1	0.07	Слабое развитие корневой системы, очень незначительное количество клубеньков среднего размера
	2	0.56	Мощная корневая система при наличии многочисленных клубеньков крупного размера
Бактериориза пшеницы + + нитрагин	1	0.28	Средне развита корневая система с клубеньками крупного и среднего размеров
	2	0.48	Мощная корневая система с большим количеством клубеньков
Бактериориза горчицы + + нитрагин	1	0.31	Среднее развитие корневой системы с преобладанием средне развитых клубеньков. В первом случае полное отсутствие крупных клубеньков
	2	0.24	
Бактериориза люпина + + нитрагин	1	0.17	Среднее развитие корневой системы с преобладанием мелких и средних по размеру клубеньков
	2	0.16	
Бактериориза гороха + + нитрагин	1	0.22	Средне развитая корневая система с наличием мелких и средних клубеньков
	2	0.17	

Таблица 8

Урожай гороха по бактериальным удобрениям

Схема опыта	Количество инфекций	Количество собранных стручьев с 1 сосуда	Количество зерновок с 1 сосуда	Процент от контроля	Вес зерна в г на сосуд	Процент от контроля	Вес соломы, в г	Отношение зерна к соломе	Общий вес массы, в г	Вес 100 зерен
Контроль	—	48	171	100.0	32.16	100	33.50	0.96	64.86	19.23
Бактериориза пшеницы	1	50	166	97.0	29.70	92.3	33.70	0.88	61.70	20.63
	2	54	193	112.8	37.38	116.2	32.30	1.15	62.87	20.13
Бактериориза горчицы	1	42	172	100.1	30.41	94.5	28.76	1.05	59.18	19.43
	2	59	188	109.9	34.22	106.4	32.1	1.06	66.33	18.93
Бактериориза люпина	1	53	185	108.2	33.86	105.2	32.96	1.02	66.82	19.43
	2	54	186	108.8	33.09	102.8	34.60	0.95	67.69	17.13
Бактериориза гороха	1	54	188	109.9	32.70	101.0	31.93	1.00	64.67	18.23
	2	58	189	110.5	34.16	106.2	30.16	1.01	64.33	18.93
Нитрагин	1	49	169	99.4	30.02	93.3	31.06	0.96	60.76	18.97
	2	51	185	108.2	35.52	110.4	33.83	1.00	69.36	20.02
Бактериориза пшеницы + нитрагин	1	47	167	97.6	30.04	93.4	28.3	1.00	58.38	17.07
	2	57	182	104.4	34.89	108.4	32.6	1.06	67.51	18.93
Бактериориза горчицы + нитрагин	1	55	164	96.0	31.17	96.9	31.60	0.98	62.83	18.27
	2	50	165	96.5	30.08	93.5	33.60	0.82	63.74	19.55
Бактериориза люпина + нитрагин	1	50	179	100.0	33.04	102.1	33.16	0.96	66.21	19.27
	2	49	165	96.5	30.80	95.7	32.1	0.95	64.14	20.27
Бактериориза гороха + нитрагин	1	62	203	118.7	40.24	125.1	36.03	1.10	76.27	20.07
	2	49	165	96.5	32.41	100.7	34.50	0.93	66.91	20.07

ным с нитрагином. По весу зерна превышение контроля свыше 10% отмечено по вариантам, получившим бактериоризу пшеницы и нитрагин (двукратная подкормка), по комбинации бактериоризы гороха с нитрагином при однократном воздействии. Эффект воздействия бактериальных удобрений на горох при полном удовлетворении растения минеральным и азотным питанием невелик. В большинстве своем он не превосходит контроля по весу зерна.

Обсуждение полученных результатов

В многочисленных исследованиях, связанных с изучением бактериальных удобрений как под бобовые культуры, так и под злаки, не обращено внимания на предварительную обработку почвы. Зачастую опыты ставились на почвах, получавших только органическое удобрение — навоз. Наша попытка определить влияние бактериального удобрения при полном удовлетворении растения необходимым количеством фосфора и растворимого азота показала, что различные растения относятся к бактериальным удобрениям неодинаково.

Опыты с пшеницей показали, что накопление азота идет более интенсивно у растений, получивших бактериальную инфекцию. По многим вариантам прибавка в урожае зерна колебалась между 12 и 49%. Существенным является то, что наличие в среде растворимого азота не произвело снижения эффекта при удобрении азотобактером.

Результаты многих исследований указывают на возможность использования азотобактером связанного азота как органического, так и минерального. В наших опытах было достаточное количество растворимого азота, которым мог вполне воспользоваться азотобактер. В этих условиях ожидать повышенной ассимиляционной деятельности азотобактера вряд ли возможно. Эффект его воздействия, повидимому, необходимо отнести за счет другой особенности. Это — накопление в среде продуктов жизнедеятельности этого организма. Это тем более вероятно, что и другие бактериальные удобрения — бактериоризы — в наших опытах давали значительные прибавки в урожае. Кроме того отмечено, что наличие бактериальных удобрений приводит к повышению репродуктивной функции растений. По количеству зерна варианты, получившие бактериоризу пшеницы, не отличаются от азотобактера. Вопрос о сущности воздействия как азотобактера, так и бактериориз представляет собою значительный интерес. Предположение о выделении бактериальным комплексом, а также и азотобактером веществ типа ростовых гормонов находит свое подтверждение в ряде косвенных доказательств ([6, 7, 8]). Таким образом пшеница является объектом, который реагирует на внесение бактериальных удобрений и при полном обеспечении минеральными питательными веществами.

Иные соотношения отмечены при культуре вико-овсяной смеси. Воздействие бактериальных удобрений при полном обеспечении растений минеральным питанием не дало положительного эффекта на повышении урожаев, однако на качество сена, содержание в нем азота и фосфора оно оказало большое влияние. Азотобактер и в этом случае не представляет исключения. Процессы накопления азота и фосфора в листьях идут интенсивнее при бактериальном удобрении. Это говорит о том, что бактериальное воздействие на растения имеет два направления. Во-первых, если верно наше первое предположение, то бактерии, выделяя ростовое вещество, заставляют

корни растений в сильной мере разрастаться и более интенсивно использовать запасы минеральных солей в почве; во-вторых, сами бактерии, участвуя в минерализации органического вещества, воздействуют на почвенные частицы, создают условия для большей подвижности минерального питательного комплекса и облегчают использование его растением. Горох при культуре на почве, богатой азотом, в малой степени отзывается на внесение бактериальных удобрений. Только в отдельных случаях имеется значительное повышение в урожае и повышение качества продукции.

Выводы

1. Пшеница при обеспечении полностью ее потребностей в минеральном питании является объектом, наиболее отзывающимся на внесение бактериальных удобрений. Вико-овсяная смесь и горох в этих условиях дают положительный эффект лишь в отдельных случаях.

2. Бактериальные удобрения повышают качество продукции, т. е. натуру зерна в случае пшеницы и гороха, в случае вико-овсяной смеси — качество сена, повышая содержание азота и фосфора в нем.

3. Азотобактер, несмотря на присутствие в среде больших количеств растворимого азота, т. е. при создании неблагоприятных условий для ассимиляции атмосферного азота, оказал положительный эффект на развитие пшеницы. Повидимому, сущность его воздействия в описанном случае не может быть отнесена к ассимиляции азота.

4. При культуре гороха отмечен параллелизм между мощностью развития корневой системы и наличием клубеньков. Это заставляет предположить, что B. radicicola, который не мог проявить себя как азотособиратель, все же оказывал влияние на развитие растения, вызывая разрастание корневой системы. При отсутствии этих организмов горох развил очень незначительную корневую систему.

5. Обеспечение полного минерального питания приводит к некоторому ослаблению эффекта воздействия бактериальных удобрений.

Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.

Поступило
15.I. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Гильтнер Л. (Hiltner L.), Über die Impfung der Fütter und Zuckerrüben, Mitt. d. D. L. G. S., 15, 1921.
[2] Генкель П. А., К вопросу о влиянии азотобактера на урожай высшего растения, Журн. Микробиология, II, в. 1, 1933.
[3] Демиденко Т. Т. и Тимофеева Е. Ф., Влияние клубеньковых бактерий и азотобактера на урожай злаковых и бобовых растений при смешанном их посеве, ДАН СССР, XIV, № 4, 1937.
[4] — Азотобактер как источник питания для высших растений, ДАН СССР, XIV, № 2, 1907.
[5] Исакова А. А. и Смирнова А., Влияние различных микробных комплексов бактериориз на развитие высших растений, ДАН СССР, XIV, № 6, 1907.
[6] Исакова А. А. К вопросу о природе воздействия бактериоризных микроорганизмов на растения, ДАН СССР, XIII, № 9, 1906.
[7] Исакова А. А., К вопросу о сущности влияния бактериоризных микроорганизмов на прорастание семян, ДАН СССР, XIV, № 7, 1937.
[8] Исакова А. А., Влияние воздействия бактериоризных комплексов на развитие сахарной свеклы, ДАН СССР, XVII, № 3, 1937.
[9] Полосин В. А., Мобилизация фосфорной кислоты фосфорита корнями люпина и возможность использования ее злаками, Из рез. вегет. опыт. и лабор. раб. акад. Прянишникова, XVI, 1935, стр. 302.

[10] Прейффер В., Зиммермахер, Шпангенберг (Pfeiffer, W., Simmermacher, Spangenberg), Die Löslichkeit verschiedener Phosphate und deren Ausnutzung durch Haffer und Buchweizen, Die Land. Ver. Stat., Bd. LXXXIX, H. 1, S. 203, 1916.
[11] Прянишников Д. Н., Über das Aufschliessen der Rohphosphate durch die Wurzelausscheidung von Lupinen, Die Phosphorsäure, Bd. 4, H. 1, S. 1-23, 1934.
[12] Стоклаза Ю. (Stoklasa J.), Über die Resorption der Jonen durch Wurzelsystem der Pflanzen aus dem Boden, Ber. d. Deut. Bot. Ges., v. 42, 183-191, 1924.
[13] Стоклаза Ю. и Доерел (Stoklasa J. und Doerell), Handbuch der Biophysik und Biochem., Durchforschung des Bodens, Berlin, 1926.
[14] Стоклаза Ю. (Stoklasa J.), Bioch mischer Kreislauf des Phosphat Jons im Boden, Zentbl. f. Bak., Ab. 11, Bd. 29, S. 463, 1911.
[15] Фред Е. Б. и Гаас А. Р. (Fred E. B. und Haas A. R.), The eating of marble by Roots in the Presence and Absence of Bacteria, The Journ. of Gener. Phys, VI, № 6, p. 623, 1919.
[16] Чириков Ф. В., Несколько данных по вопросу о растворяющей способности корней высших растений, Из. рез. вегет. опыт. и лаб. раб. акад. Прянишникова, т. XI, вып. 1, 1918.
[17] Шелоумова А., Евгеньева П., Зиновьева Х., Менкина Р. и Черняк С., Применение азотобактера как бактериальное удобрение под небобовые растения.
[18] Шелоумова А. М., Менкина Р. А., Высшее растение как источник питания для азотобактера, Тр. Вс. ин-та с.-х. микр., VIII, в. 2, 1935, стр. 69.

A. A. ISAKOVA. IMPORTANCE OF BACTERIAL FERTILIZERS FOR PLANTS COMPLETELY PROVIDED WITH BASIC MINERAL NUTRIMENTS

SUMMARY

1. When its needs in mineral nutriment are fully provided for, wheat is an object most responsive to the introduction of bacterial fertilizers.

In these conditions vetch-oats mixture and peas give a positive effect only in certain cases.

2. Bacterial fertilizers increase the quality, i. e. the nature, of the grain in the case of wheat and of peas; while, in the case of vetch-oats mixture, it increases the quality of the hay, raising the content of nitrogen and of phosphorus therein.

3. Notwithstanding the presence in the medium of large amounts of soluble nitrogen, i. e., when unfavorable conditions for the assimilation of atmospheric nitrogen are created, the Azotobacter showed a positive effect on the development of wheat. As its seems, the nature of its influence in the case described cannot be referred to nitrogen assimilation.

4. In the cultivation of peas was noticed parallelism between the vigour of development of the root system and of the presence of tubercles. It may be therefore assumed that in B. radicicola, which was not able to manifest itself as a nitrogen-collector, it nevertheless exercised influence on the development of the plant; thus it provoked profuse growth of the root system. In the absence of these organisms the peas developed but a very small root system.

5. Providing a complete mineral nutriment somewhat weakens the effect of the influence of bacterial fertilizers.

K. A. Timiriazev's Institute
of Plant Physiology of USRR.
Academy of Sciences.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

А. М. КЕКУХ

К ВОПРОСУ О СВЯЗИ ПРОЦЕССОВ АССИМИЛЯЦИИ И ТРАНСПИРАЦИИ У СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Изучение водного баланса в растениях и его связи с урожаем или ассимиляцией CO_2 осуществлялось давно и по разным направлениям. В результате этого общее заключение физиологов об отсутствии «причинной связи» между процессами ассимиляции и транспирации расходится с общеизвестным фактом неурожая при засухе. Устранив некоторые методические недочеты прежних работ, на основании исследований, проведенных совместно с Е. Ф. Вотчалом, автор высказывает мнение, что связь между этими процессами осуществляется по линии влияния транспирации на конституциональные условия ассимиляции в клетке. Эти влияния особенно резко выступают при напряженных геофизических факторах, когда отношение количества испаренной воды к количеству одновременно разложенной этим же листом CO_2 увеличивается до бесконечности. В экспериментальной части статьи приводятся данные по изучению динамики ассимиляции и транспирации в естественных условиях, одновременно у одного и того же, не отделенного от материнского растения листа. Эти данные получены на экземплярах разных сортов свеклы, чистых линий пшеницы, проса, гречихи и являются, повидимому, общими для многих с.-х. растений.

Состояние вопроса

Накопление зелеными растениями органического вещества, составляющего в конечном счете урожай, представляет собой весьма сложный процесс. Ведущая роль в этом процессе принадлежит ассимиляции углекислоты. Процесс ассимиляции совершается с участием воды. Последняя необходима как начальный источник водорода и кислорода при фотосинтезе, а также — для осуществления химических реакций и функций живой клетки. Таким образом, кроме света, тепла и элементов золы, вода является непременным компонентом в создании урожая. Отсюда понятно то громадное внимание, которое уделялось изучению вопросов водного баланса растений и связи его с урожаем или ассимиляцией CO_2. Здесь необходимо отметить главнейшие направления в их изучении.

а) Агрономическое направление

В сельскохозяйственной практике Гельригелем (Hellriegel F., 1883) было введено понятие транспирационного коэффициента, под которым понимают количество испаренной воды, затраченное в течение вегетационного периода на построение единицы сухого вещества урожая. Тогда же представлялось, что более засухоустойчивые растения тратят меньше воды на единицу сухого вещества. Дальнейшие исследования Шредера (1895), Бригса и Шантца (1913—1914), Максимова

и Александрова (1917) и Саратовской опытной станции (1915—1922) показали, что транспирационные коэффициенты являются величинами непостоянными. Одно и то же растение в различные годы в зависимости от сухости почвы и воздуха имеет неодинаковые транспирационные коэффициенты. В сырые годы транспирационные коэффициенты уменьшаются, в сухие — увеличиваются. Поэтому только многолетние средние могут дать более или менее устойчивые величины транспирационных коэффициентов, да и то скорее для группы растений — злаки, травы, просовидные, чем для отдельных растений. С другой стороны, выяснилось, что транспирационные коэффициенты даже у ксерофитов могут быть выше, чем у мезофитов. Из этого следовало, что величины транспирационных коэффициентов не могут служить показателем засухоустойчивости.

б) Ботанико-экологическое направление

Рассматривая транспирацию как «неизбежное физиологическое зло», неоднократно пытались прямыми учетами ее интенсивности найти растения, экономно расходующие воду. Последнее свойство растений, в свою очередь, связывалось с рядом структурных признаков — жилкование, величина клеток, развитие кутикулы и волосков, восковой налет, движение устьиц и т. д. Эти исследования велись по линии водного баланса этих растений без учета связи их с урожаем или фотосинтезом. В результате выяснилось, что ни один из указанных признаков не может служить показателем засухоустойчивости. Вопрос оказался более сложным. В дальнейшем были сделаны попытки увязать расходование воды с процессом ассимиляции как основной функции накопления сухого вещества. При изучении ассимиляции в зависимости от влажности местообитания Алексеев (1922—1924) пришел к выводу, что хороший водный режим дает возможность растению много испарять. Из этого следовало, что устьица при этом должны быть широко раскрытыми, что, в свою очередь, влечет за собой интенсивную ассимиляцию. Поэтому, например, у растений горных местообитаний интенсивность названных процессов значительно меньше, чем у растений луговых мест. Изучая связь между процессами транспирации и ассимиляции у степных растений, Ильин (1915) заключает, что чем шире открыты устьица, тем интенсивнее испарение и ассимиляция. Наоборот, замыкание устьиц ведет к угнетению этих процессов. Определяя разложение CO_2 газовым анализом у срезанных листьев и сравнивая с транспирацией листьями тех же растений, но в другое время, Ильин нашел, что отношение количества воды, испаренной на единицу разложенной CO_2, есть величина непостоянная и колеблется в широких пределах. Эти факты могут дать некоторые указания для экологии, но по ним нельзя сделать физиологических выводов. Кроме того метод работы в данном случае не совсем правильный, а именно — транспирация и ассимиляция определялись в разное время, на разных объектах, без учета физиологического состояния опытных листьев. Процессы эти изучались в статическом разрезе, над срезанными листьями и в воздухе, обогащенном углекислотой, т. е. в условиях, далеких от естественной обстановки.

в) Физиологическое направление

Иначе подошли к этому вопросу Jumelle (Жюмель 1889—1891) и Пуриевич (1906), которые пытались выяснить соотношение между испарением и ассимиляцией путем учета расхода солнечной энергии

на эти процессы. Такой подход казался весьма заманчивым, однако доказать связь между этими процессами не удалось, так как испарение измеряется величиной, примерно в 1 000 раз большей, чем ассимиляция. Обобщая все эти данные, Костычев (1933) делает заключение, что процессы ассимиляции и транспирации не стоят между собой в причинной связи.

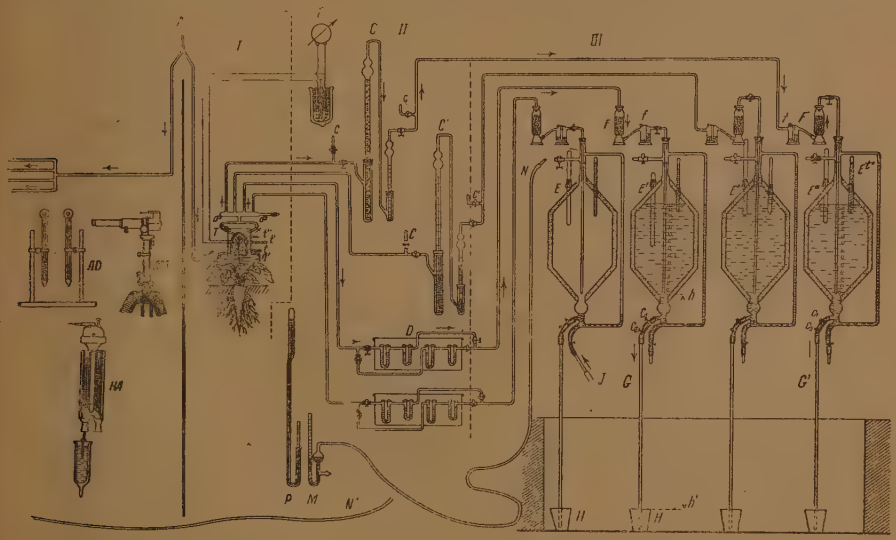
Методика

Вышеуказанные выводы исходили из представлений, по которым функции растений закономерно зависят от внешних условий. В частности принималось, что суточный ход процессов ассимиляции и транспирации целиком соответствует ходу геофизических факторов (инсоляция, температура, относительная влажность и т. д.), т. е. что эти процессы постепенно от утра к полудню нарастают и также постепенно ослабевают к вечеру.

Изучение этих процессов в естественных условиях, проведенное в последнее время [Вотчал и Толмачев (1926); Оканенко, Толмачев и Кекух (1928) и др.], показало большие отступления от названных закономерностей. Отсюда вытекала необходимость более детального изучения этих явлений. Для этой цели я воспользовался установками Е. Ф. Вотчала, которые позволяют устранить методические недочеты прежних работ и имеют такие особенности:

1. Струя воздуха, выходящая из камеры с листом, разделяется на две половины. В одной определяется CO_2, в другой — H_2O.

2. Изучается динамика процессов ассимиляции и транспирации путем краткосрочных (18—25 мин.), непрерывно идущих одно за дру-



Фиг. 1. Схема установок Е. Ф. Вотчала для изучения ассимиляции и транспирации в естественных условиях:

Aa — поступление воздуха в камеру с листом; CC^1 — поглотители CO_2; DD^1 — поглотители H_2O; FF^1 — термоэлектрическое измерение температуры листа; a^2a^3 — выход воздуха из камеры; t, t^1, t^2 — измерение температуры воздуха в камере; MN — манометр; P — барометр; III — аспираторы; E — термометры; G_1 — вытекшие воды; G_n — высота сосущего столба воды

Фиг. 2. Камера для листа свеклы в раскрытом виде

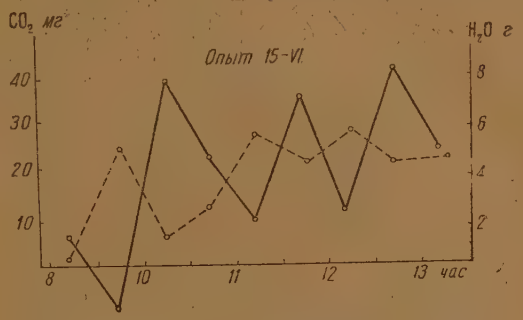
гим определений в течение значительной части дня, у не отделенных от стебля листьев и в атмосферном воздухе. Камера (приемник) для листа состоит из двух половинок с плоско-параллельными стеклами. Эти половинки накладываются на лист и закрываются герметически. Воздух поступает в камеру через боковые отверстия с высоты 3 м. Этим устраняется обогащение воздуха CO_2, выделяемой работающими, что вносит ошибки в результаты опытов. Размеры камеры соответствуют площади листа при толщине ее в 0.5—1.0 см. Такие размеры обеспечивают частую смену воздуха, а значит и достаточный приток CO_2 к листу. Скорость смены тока воздуха выражается $1 - 1^1/_2$ литра в час на 1 $см^2$ поверхности листа. Камеры устанавливаются всякий раз перпендикулярно солнечным лучам и поворачиваются по ходу солнца. Благодаря этому опытные листья всегда находятся в одинаковых условиях освещения. Для поглощения испаренной H_2O употребляется комплект из четырех V-образных трубок, наполненных хлористым кальцием. Трубки устанавливаются всегда в одном и том же порядке и последовательно соединяются между собой. Между трубками и аспираторами ставятся колонка с хлористым кальцием и газовая промывалка с серной кислотой, чтобы предупредить попадание водяных паров из аспиратора в поглотители. При определении ассимиляции важно точно учесть те, весьма незначительные количества CO_2, которыми отличается интенсивность ассимиляции у двух растений. В абсолютных величинах эти различия выражаются частями миллиграмма, при среднем содержании CO_2 в воздухе 0.5—0.6 мг в литре, или около 0.03% по объему. Малые количества CO_2 и быстрый ток воздуха являются теми трудностями, которых не могут разрешить обычные приемы газового анализа. Для полноты поглощения большое значение имеет постоянное новообразование пузырьков воздуха, проходящих через поглощающий раствор. Для этого применялись поглотители, имеющие ряд серебряных ситечек, укрепленных на стержне. Три таких поглотителя, соединенные последовательно, обеспечивают полноту поглощения и при быстром токе воздуха (300 л в час). Поглотители наполняются 150 $см^3$ $Ba(OH)_2$ I/II норм. Титрование барита производится янтарной

кислотой со всеми предосторожностями, исключающими возможность соприкосновения его с воздухом. Объектом служили чистые линии пшеницы и расы сахарной свеклы, выращенные в обыкновенных вегетационных сосудах. Условия выращивания (поливка, удобрение) были одинаковые. Не отделенные от стеблей листья брались в опыт одного возраста, одинаковые по расположению (этаж), размеру, тону и интенсивности окраски.

Экспериментальная часть

Привожу здесь только два опыта. Однако они по существу ничем не отличаются от многих других. В опыте 15.VIII взяты листья двух растений сахарной свеклы различных сортов: «Кальник» — сахаристого направления и сорт Хос-Хос — урожайного направления. В опыте 15.VI взяты две линии пшеницы селекции В. В. Колкунова, отобранные им по величине устьиц: № 189 — мелкоклетная и № 132—крупноклетная линии.

В опыте 15.VIII с 12 до 19 час. было сделано 11 непрерывно идущих одно за другим определений. Первые четыре определения прошли при ясной, иногда знойной погоде. Средина опыта совпадает с наибольшей пеленой облачков, а конец — при ровной инсоляции, постепенно ослабевающей к вечеру (табл. 1). Из приведенных данных видно, что процессы ассимиляции и транспирации идут не в соответствии с внешними условиями, а имеют свои колебания, причем величина этих колебаний различна и часто не совпадает с ходом инсоляции. Иногда при наличии благоприятных, в обычном понимании, условий наблюдается явление ассимиляционной депрессии, которая в некоторых случаях перекрывается усиленным дыханием с выделением CO_2 на свету. Дневной ход процессов имеет вид кривой без фиксированного одного или двух максимумов. Из этого опыта следует, что результаты измерения интенсивности физиологических процессов у сравниваемых экземпляров растений зависят от момента проведения измерений. Для одного растения этот момент может совпасть с состоянием депрессии, для другого — такого совпадения может и не быть. При следующем определении состояние опытных растений и эффект определения могут быть иными. Поэтому только при изучении динамики процессов возможно будет получить некоторую интегральную величину их всех составляющих — кривую дневного хода процесса. Этим подтверждается ошибочность обычного статического метода при изучении фотосинтеза. Между тем и сейчас еще можно встретить, что на одном-двух 20-минутных определениях фотосинтеза за день или даже за продолжительный срок делаются широкие обобщения о сортовых или иных различиях фотосинтеза.



Фиг. 3. Кривые хода процессов ассимиляции — сплошная линия и транспирации — пунктирная линия. Опыт с пшеницей.

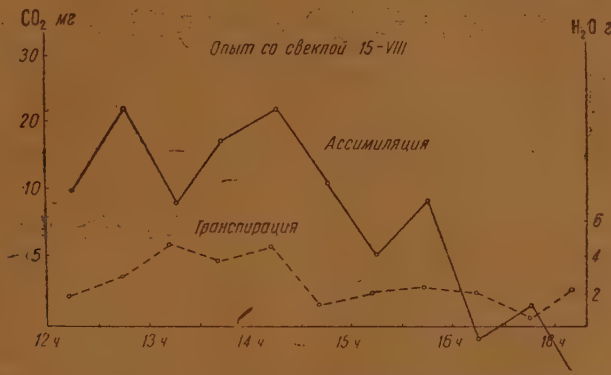
Таблица 1

Ассимиляция и транспирация у листьев двух сортов сахарной свеклы
Растения: № 22 — сорт «Кальник», № 28 — Харьковской селекционной станции. Опыт 15.VIII

Время опыта	За час в мг на кв. дцм числит.— транспир., знаменат.— ассимил.		Трансп. коэфф. ассимиляц.		Температура				Погода и состояние растений
					в камерах за листом		актином. Араго-Деви		
	№ 22	№ 28	№ 22	№ 28	№ 22	№ 28	чер.	блест.	
От 12 ч. 16 м. до 12 ч. 38 м.	3 297 / +0.34	1 946 / 8.54	∞	229	35.0	33.0	48.9	37.5	Ясно. Солнце изредка покрывается облаками
От 12 ч. 39 м. до 13 ч. 04 м.	2 576 / 14.5	3 143 / 17.9	179	175	37.6	33.2	47.2	37.7	То же. Резкие тени
От 13 ч. 09 м. до 13 ч. 35 м.	5 554 / 13.2	5 127 / 12.5	420	410	39.1	34.9	47.2	38.2	Ясно. Жарко. Листья вполне тургесцентны
От 13 ч. 36 м. до 13 ч. 59 м.	4 592 / 0.64	4 030 / 7.9	7 175	503	39.5	34.2	47.4	38.4	Ясно. Жарко
От 14 ч. 01 м. до 14 ч. 22 м.	3 401 / +10.5	4 754 / 19.4	∞	245	39.5	33.7	46.4	37.1	Ясно, но небо покрыто тонкой пеленой облачков. Листья тургесцентны
От 14 ч. 39 м. до 15 ч. 08 м.	2 824 / 13.4	1 346 / 14.6	210	92	32.5	28.7	36.3	30.7	Солнце экранируется иногда плотными облаками
От 15 ч. 18 м. до 15 ч. 52 м.	1 316 / + 3.8	1 811 / 6.9	∞	259	33.3	29.5	40.5	32.2	Ясно. Иногда слабые облачка
От 16 ч. 01 м. до 16 ч. 27 м.	2 730 / 12.5	2 378 / 13.7	218	179	35.6	30.9	49.2	36.6	Небо очищается от пелены облаков
От 16 ч. 39 м. до 17 ч. 02 м.	833 / 0.5	1 739 / 2.4	1 666	724	30.6	28.5	45.0	34.2	Солнце спускается за деревья. Листья попадают в тень
От 17 ч. 30 м. до 18 ч. 25 м.	146 / 8.8	77 / 4.5	16	17	23.4	23.5	28.8	25.0	Рассеянный свет от неба. Солнце за деревьями
От 18 ч. 41 м. до 19 ч. 12 м.	2 220 / + 5.6	2 020 / + 7.7	∞	∞	21.6	21.3	21.2	20.9	Вечереет. Свет рассеянный от неба

Примечание. Знак + там, где наблюдалось вместо ассимиляции выделение CO_2.

Транспирация имеет свои колебания, часто не зависящие от внешних условий и почти всегда не синхронные с колебаниями ассимиляции. Депрессия ассимиляции или полное ее прекращение совпадает с повышением интенсивности транспирации — и наоборот. Следовательно, повышение транспирации способствует восстановлению ассимиляции в следующий момент. Отсюда отношение количества испаренной воды к количеству одновременно этим же листом разложенной углекислоты в момент депрессии ассимиляции увеличивается до бесконечности. При сбалансированности этих процессов величина указанного отношения в общем близка к 100—150. Подобные вели-



Фиг. 4. Кривые хода процессов ассимиляции и транспирации у свеклы

чины наблюдались при многочисленных определениях транспирационного коэффициента ассимиляции у многих растений при слабой инсоляции и в утренние, и в предвечерние часы.

Опыт 15.VI с листьями двух линий пшеницы проходил при переменной погоде. Яркое солнце часто экранировалось густыми облаками (табл. 2). Однако колебания в ходе ассимиляции и транспирации в данном случае проходят независимо от внешних условий. Здесь заслуживает внимания факт, что абсолютные величины ассимиляции достигают порядка 40—44 мг CO_2 в час на дм^2, чего в знойные часы с сильной инсоляцией никогда не бывает. В последнем случае ассимиляция достигает величин 15—20 мг и, кроме того, она часто перекрывается повышенным дыханием. Интенсивность транспирации в общем от утра к полудню повышается, но и это повышение идет не плавно, а с резкими скачками, которые отнюдь не совпадают с геофизическими условиями. По абсолютным величинам интенсивность транспирации у пшениц достигает 5—7 г в час на дм^2 и выше, чем у свеклы, для которой эти величины соответствуют 3—5 г. Учитывая общую листовую поверхность этих растений, можно сказать, что единица площади, занятая свеклой, испаряет значительно больше, чем пшеница. Для данного опыта с переменной погодой и ослабленной инсоляцией характерными являются низкие транспирационные коэффициенты ассимиляции. Сравнивая между собой растения свеклы и пшеницы, можно сказать, что никаких специфических, видовых особенностей в процессе ассимиляции здесь не существует. Состояние устьиц у опытных листьев не изучалось, но полученные данные дают основание думать, что устьица не играют роли в явлении депрессии ассимиляции. Обычно полагают, что широко раскрытые устьица

Таблица 2

Ассимиляция и транспирация у листьев двух чистых линий пшеницы № 189 и 132. Опыт 15.VI

Время опыта	За час в мг на кв. дцм числит.— транспир., знаменат.— ассимил.		Трансп. коэфф. ассимиляц.		Температура				Погода и состояние растений
					в камерах за листом		актином. Араго-Деви		
	№ 189	№ 132	№ 189	№ 132	№ 189	№ 132	чер.	блест.	
От 8 ч. 54 м. до 9 ч. 14 м.	450 / 7.6	1 726 / 13.2	60	130	28.0	26.7	45.3	34.2	Ясно. Листья в тург.
От 9 ч. 22 м. до 9 ч. 44 м.	4 932 / + 8.7	4 808 / 4.0	∞	1 202	27.5	28.3	43.4	33.2	Солнце. Иногда экранируется легкими облаками
От 9 ч. 57 м. до 10 ч. 17 м.	1 325 / 41.2	3 072 / 26.3	32	116	26.3	25.4	37.0	29.6	Переменно. Облачность увеличивается до исчезновения теней
От 10 ч. 30 м. до 10 ч. 55 м.	2 760 / 25.7	3 746 / 20.5	100	182	27.7	27.5	47.6	35.0	Переменно. К концу опыта ясно
От 11 ч. 09 м. до 11 ч. 29 м.	5 713 / 11.0	5 676 / 37.1	519	153	28.3	26.8	33.6	28.5	Облачность до исчезновения теней
От 11 ч. 42 м. до 12 ч. 01 м.	4 583 / 38.3	4 217 / 24.3	122	173	31.3	29.5	47.8	36.0	Переменно
От 12 ч. 08 м. до 12 ч. 30 м.	6 078 / 13.1	6 713 / + 1.1	6 703	∞	32.0	30.0	45.6	34.5	Проясняется. Наконец яркое солнце
От 12 ч. 41 м. до 13 ч. 01 м.	4 759 / 44.5	5 407 / 24.7	100	219	30.1	29.1	45.7	35.0	Яркое солнце
От 13 ч. 14 м. до 13 ч. 32 м.	5 046 / 25.5	5 361 / 13.8	200	383	29.0	27.6	37.1	31.0	Переменно

способствуют сильной транспирации и интенсивной ассимиляции и, наоборот, замыкание устьиц влечет за собой понижение в той или иной степени интенсивности обоих процессов. Между тем, из приведенных выше данных видно, что лист может сильно испарять и в то же время очень слабо ассимилировать, а в иных случаях — даже вовсе не ассимилировать. Явление ассимиляционной депрессии зависит от внутренних физиологических влияний и может иметь место и при открытых устьицах, если судить о последнем по высокой траспирации. Приведенные здесь факты дают основание думать, что связь между процессами ассимиляции CO_2 и транспирацией существует. Однако эта зависимость выходит за пределы физико-химического соотношения в реакции синтеза CO_2 и H_2O и относится к взаимодействию отдельных физиологических процессов на весь комплекс в целом. Влияние транспирации на процесс фотосинтеза и в конечном

итоге на весь баланс обмена веществ особенно выступает при напряжённых геофизических факторах. В последнем случае транспирация, являясь, кроме иных функций, регулятором температуры листа, и влияет на конституциональные условия ассимиляции в клетке. В случае нарушения сбалансированности физиологических процессов ассимиляция ослабляется, дыхание усиливается, в результате этого нарушается баланс обмена веществ. Частое наступление у отдельных биотипов явлений расстройства физиологического комплекса ведет к неурожаю (Вотчал, 1936).

При отсутствии напряженных геофизических факторов транспирация и ассимиляция идут плавно и синхронны с внешними условиями.

Выводы

1. Связь между процессами ассимиляции и транспирации осуществляется по линии взаимодействия отдельных физиологических процессов на весь физиологический комплекс.

2. Соотношение между количеством испаренной воды и количеством разложенной этим же листом углекислоты может служить показателем сбалансированности или нарушения физиологического комплекса.

3. При расстройстве физиологического комплекса ход процессов ассимиляции и транспирации не соответствует внешним геофизическим условиям и зависит от внутренних, не изученных еще причин.

Лаборатория физиологии.
Всесоюзный научно-исследовательский институт сахарной промышленности.
Киев.

Поступило
24.IV.1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Алексеев А. И., Бюллетень Ср.-Аз. университета, № 1, 7, 1923-1924.
[2] Вотчал Е. Ф., Журнал Ин-та ботаники Академии Наук УССР, Киев, 1938.
[3] Вотчал Е. Ф. и Толмачев И. М., Ботанич. съезд, Москва, 1926.
[4] Известия Саратовской оп. станции, т. III, вып. 1 и 2, 19..1.
[5] Ильин В. С., Известия Имп. Академии Наук, 1915.
[6] Колкунов В. В., Научно-агрономический журнал, № 9, 1926.
[7] Костычев С. П., Физиология растений, 1933.
[8] Оканенко А. С., Толмачев И. М. и Кекух А. М., Труды Ин-та селекции, т. II, Киев, 1928.
[9] Пуриевич К., Записки Киев. об-ва естествоиспытателей, XX, 1906.
[10] Шредер М., Журнал с.-х. и лесного дела, № 2, 1895.
[11] Briggs Z. S. and Shantz H., Journ. of Agricul. Research., v. III, № 1, 1914.
[12] Hellriegel F., Beiträge naturw. Grundlagen d. Ackerbaues, 1883.
[13] Jumelle, Rev. gen. d. Bot., I, 1889 и III, 1891.

A. M. KEKUKH. ON THE PROBLEM OF THE RELATION BETWEEN THE PROCESSES OF ASSIMILATION AND TRANSPIRATION IN CROP PLANTS

SUMMARY

By dividing into two halves the current of air emitted from a container enclosing a leaf it is possible to determine simultaneously the assimilation and the transpiration of one and the same leaf unseparated from the plant, in atmospheric air. For absorbing the CO_2 tubes are used within which there are 5—8 silver sieves fastened on a rod. The bubbles of air burst each time they pass through a sieve, and the surface in contact with the barium hydroxide is thus increased and com-

plete absorption of CO_2 in a rapid current of air is assured. The water is absorbed by calcium chloride in V-shaped tubes, consecutively joined together. The construction of the CO_2 absorber permits a frequent change of the air passing through the container enclosing the leaf, as a result of which for every square centimeter of leaf surface there passes from 1 to 1.5 liters of air per hour. This insures a flow of CO_2 to the leaf in the same amount as in the case of a leaf in the open air. The container is of the same size as the leaf, and is turned with the sun. Thus the leaves of plants under experimentation are always kept under the same conditions of illumination.

Using this apparatus, we studied the dynamics of the two principal physiological processes — assimilation and transpiration — by making determinations for short periods (18—25 min.) continuously one after the other during a considerable part of the day. The plants under experimentation (beets, wheat, etc.) were grown in pots under like conditions. For the experiment leaves were taken of the same age, size, shade, and intensity of color.

The results obtained are summarized in the table and figures accompanying the Russian text. From these data it is clear that the processes studied vary during the course of the day, often irrespective of external conditions (insolation, temperature). Sometimes, under favorable (in the usual sense) conditions there is observed depression of assimilation. In some cases respiration is accelerated and exceeds assimilation, so that CO_2 is given off in the light. These phenomena depend on internal physiological factors and are, apparently, connected with unbalanced metabolism. The ratio of the amount of water evaporated to the amount of CO_2 absorbed during the same period of time by a leaf, known as the transpiration coefficient of assimilation, serves to balance or to upset the physiological complex. Thus, the connection between the processes of assimilation and transpiration arises not from the physico-chemical interrelations of CO_2 and H_2O in the reaction of synthesis but from the effect of transpiration on the constitutional conditions of assimilation in the cell. The effect of transpiration on the process of photosynthesis — and, in the end, on the entire balance of metabolism — is especially marked in case of intense geophysical factors (insolation, temperature). Hence, the interdependence of transpiration and assimilation may be considered as the result of the action of separate physiological processes on the entire couple as a whole. In the absence of intense geophysical factors transpiration and assimilation proceed smoothly and synchronously with external conditions. In such case the transpiration coefficient of assimilation is close to 100—150; in the opposite case it increases indefinitely.

The stomata do not play any rôle in the phenomenon of depression of assimilation, since, as a rule, transpiration at such a time increases, which must keep them open.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

И. П. КОНОВАЛОВ

О ДЕЙСТВИИ ЗАСУХИ НА УРОЖАЙ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ФАЗАХ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Автор разбирает вопрос о действии засухи на урожай растений. В связи с разработкой приемов орошения растений и наличием неправильных указаний о стимулирующем действии засухи на урожай этот вопрос имеет актуальное значение. В результате проведения настоящей работы автору удалось показать вредность действия засухи на урожай, независимо от фаз развития растений, и показать неправильность установок борьбы с засухой самой засухой при орошении растений.

Значительное количество физиологических исследований посвящено вопросу о положительном действии временной засухи на повышение урожая растений. Вслед за Геном (2), Прейлем (16) и другими иностранными исследователями, связывавшими получение высоких урожаев с вопросом о положительном действии временной засухи на растения, значительное количество советских работников по физиологии растений: Максимов (12), Васильев (1), Туманов (19, 20), Молибога (13), Коломиец (7, 8, 9, 10), Кузьменко и Воробьев (11), Сказкин (17), Петинов (14), Зайцева (4, 5) и другие в продолжение многих лет доказывали стимулирующее действие неглубокой временной засухи на повышение урожая. Так, Максимов (12), разбирая вопрос об отношении различных периодов развития растений к засухе, указывает, что от всходов до конца кущения «растение не только без вреда может выдержать длительное и глубокое обезвоживание, но, как показали впервые Туманов (1926) и Молибога (1927) и недавно подтвердил Коломиец (1934), это обезвоживание может явиться стимулом для повышения урожая». Коломиец же считает, что «Под влиянием глубокой почвенной засухи (при иссушении почвы до мертвого запаса воды) в фазу кущения урожай зерна пшеницы может не снижаться в сравнении с контрольными, а в зависимости от сорта даже несколько повышаться». То же самое, примерно, говорят и другие, указанные выше исследователи. Все они указывают, что в результате подобного обезвоживания растения получают закалку к засухе, приобретают ряд анатомо-физиологических преимуществ по сравнению с незакаленными растениями, и все это благоприятно отражается на урожае.

Однако, несмотря на распространенность таких суждений в физиологической науке, теперь, благодаря работам стахановцев полей по получению высоких урожаев при орошаемом земледелии и результатам исследований Института физиологии растений Академии Наук

СССР за 1936 и 1937 гг. (Петинов) ([15]), доказана несостоятельность представления о положительном действии засухи на урожай. Неубедительность таких суждений обнаруживалась, правда, и раньше при логическом связывании их с сельскохозяйственной практикой и некоторыми указаниями, имеющимися в литературе, но до сих пор не было в этой области достаточной проверки научных положений на практике, и только этим можно объяснить существование подобных теорий в течение многих лет в физиологической науке. Из многочисленных литературных данных, имеющихся в этой области, нужно привести в первую очередь указания Ильина ([6]). Разбирая вопрос о действии засухи на растения, Ильин указывает, что обезвоживание растения накладывает на него настолько сильный отпечаток, что оно не может оправиться от вредных действий обезвоживания даже при благоприятных условиях водоснабжения. Он указывает также, что отрицательное действие обезвоживания выражается в продолжении угнетения в водоснабжении и усиленном распаде органических веществ растения даже при нормальном водоснабжении после перенесенной засухи. Такую же мысль об отрицательном последействии засухи на растения высказывает Делиникайтис ([3]).

Настоящая работа проводилась в 1935 г. в условиях вегетационного домика в физиологической лаборатории Казанского государственного университета и, не отрицая огромной биологической роли закаливания растительного организма к неблагоприятным климатическим условиям, в том числе и к засухе, ставила своей задачей изучение влияния засухи на урожай растения в различные фазы развития. Биологическую же сторону процесса закаливания работа совершенно не затрагивает. Актуальность этого вопроса несомненна в связи с выяснением физиологических основ орошения яровой пшеницы в Заволжье и в связи с наличием указанных выше расхождений во взглядах физиологов по вопросу о действии засухи на урожай растения. Конечно, решать эти вопросы только данными вегетационных опытов невозможно, так как последние стоят далеко от естественных условий, тем не менее нам казалось возможным получить при помощи вегетационных опытов некоторую ориентировку в этом вопросе и указать первые пути для более широких работ.

В качестве объекта исследований служила мягкая яровая пшеница Лютесценс 062 линии, показывающая наибольшее распространение перед другими сортами в условиях Татарской республики. К выяснению поставленной выше цели мы подошли по следующей схеме.

В первом варианте опыта растения выращивались от начала всходов до полного созревания при оптимальной влажности почвы (при 70% от полной влагоемкости).

Во втором варианте опыта растения выращивались все время при избыточной влажности (при 100% влажности).

В третьем варианте опыта часть растений подвергалась действию почвенной засухи при 9 и часть при 30% влажности почвы от полной влагоемкости в фазе кущения, и все остальное время вегетации они развивались при оптимальной влажности.

В четвертом варианте опыта часть растений подвергалась действию почвенной засухи при 9 и часть при 30% влажности от полной влагоемкости в фазе колошения, и все остальное время вегетации они развивались при оптимальной влажности.

Растения выращивались в вегетационных сосудах из оцинкованного железа, вмещающих каждый по 5 кг почвы, в условиях вегетационного домика. В каждом сосуде было по 10 растений. В осталь-

ном методика опыта, примененная в настоящей работе, целиком совпадает с таковой, обычно применяемой в условиях вегетационных опытов. Повторность в опытах была 4-кратная. Посев был произведен 21 мая. В целях разрешения основной задачи исследований о влиянии засухи на урожай растений и влиянии условий водоснабжения после засухи на оправление растений, последние в фазе кущения и колошения подвергались действию засухи при 9 и 30% влажности почвы от полной влагоемкости. 9% влажность почвы стояла близко к мертвому запасу воды. 9% почвенная засуха при кущении достигалась лишением растений полива в течение 12 дней и 30% — в течение 7 дней. При колошении же растений 9% засуха достигалась на 8-й день и 30% — на 5-й день. Продолжительность действия обезвоживания после установления требуемой засухи равнялась 3 дням. В календарном отношении начало обезвоживания растений приходится в фазе кущения при 9% на 7 июня и при 30% на 12 июня. В фазе колошения эти сроки приходятся соответственно на 28 июня и 1 июля.

Результаты исследований

В результате проведения настоящих исследований мы получили полное подтверждение прежних указаний о вредности действия засухи на урожай. В опытах выяснилось, что растения, подвергнутые действию засухи, независимо от фаз их развития, дают сниженный урожай по сравнению с контрольными растениями.

Засуха угнетает развитие растений как при действии ее на растения в фазе кущения, так и в фазе колошения. Лучше всего развиваются растения при выращивании их при непрерывной оптимальной влажности. При последней растения дают как большую массу общего урожая, так и большую массу урожая зерен.

Наиболее угнетенный вид имели растения, подвергавшиеся действию засухи в фазе колошения. В этой фазе растениям после перенесенной засухи удалось лишь сохранить свою жизнеспособность, но о стимулирующем действии засухи на повышение урожая не могло быть и речи. Такую же картину можно видеть и в отношении растений, подвергавшихся действию засухи в фазе кущения. Правда, растения этого варианта опыта оказались лучшими, чем растения, перенесшие действие засухи при колошении, но по сравнению с растениями выращенными при непрерывной оптимальной влажности, они были также сильно угнетены. Некоторая ненормальность в развитии наблюдалась также у растений, выращенных при избыточной влажности. Но это явление хорошо известно в сельскохозяйственной практике, и поэтому здесь нет необходимости особого разбора этого вопроса.

Из табл. 1 ясно видно отрицательное влияние засухи на урожай. Если общий вес растений, выращенных при непрерывной оптимальной влажности, колеблется в пределах около 40—42 г и урожай зерна в пределах 14—14.5 г на сосуд, то при действии 9% засухи в фазе кущения получается урожай общей массы только 13.3 г и урожай зерна 3.4 г. Действие же засухи в фазе колошения растений уменьшает урожай еще сильнее. Так, при действии 9% засухи в фазе колошения урожай общей массы получился только в пределах 9—10 г и урожай зерна 0.9 г.

Таким образом результаты наших исследований не подтверждают высказываний ряда авторов о стимулирующем действии засухи в

фазе кущения. Правда, растения, подвергшиеся действию засухи в фазе кущения, показали меньшую степень страдания по сравнению с растениями, подвергавшимися действию засухи в более поздние фазы развития, но из приведенных данных вытекает и то, что всякая засуха, на какой бы фазе развития она ни действовала на растения, есть явление отрицательное.

Значительный интерес представляют в настоящей работе, с нашей точки зрения, также данные об изменении числа зерен на сосуд, в зависимости от действия засухи на растения, и данные об изменении абсолютного веса семян. Увеличение или уменьшение числа зерен на растение при этом, видимо, являются показателями того, как отражается действие засухи на растении. Такую же мысль высказывают в этом отношении Стефановский и Гущин ([18]). Экспериментальные данные, иллюстрирующие указанное положение, представлены на табл. 2.

Таблица 1

Урожай яровой пшеницы Лютесценс 062 линии при действии почвенной засухи в различные фазы развития (в граммах на 1 сосуд)

№ п/п.	Вариант опыта	Общий вес урожая в г	Вес колосьев в г	Вес зерен в г
1	При 70% влажности почвы (оптимальная влажность)	41.8	19.9	14.42
2	При 100% влажности почвы (избыточная влажность)	42.4	17.6	12.54
3	При действии 30% засухи:			
	а) при кущении	19.6	8.2	6.0
	б) при колошении	21.0	7.9	4.47
4	При действии 9% засухи:			
	а) при кущении	13.3	5.4	3.4
	б) при колошении	9.1	2.0	0.9

Таблица 2

Изменение числа зерен на сосуд и абсолютного веса зерен в зависимости от действия засухи

№ п/п.	Вариант опыта	Количество зерен на сосуд (на 10 растений)	Вес 100 зерен (абсолютный вес зерен) в г
1	При 70% влажности почвы (оптим. влажность) .	559	2.57
2	При 100% влажности почвы (избыточная влажность)	530	2.36
3	При действии 30% почвенной засухи:		
	а) при кущении	234	2.56
	б) при колошении	245	2.55
4	При действии 9% почвенной засухи:		
	а) при кущении	132	2.57
	б) при колошении	91	1.0

Вторая таблица вскрывает до некоторой степени причины, обусловливающие снижение урожая под влиянием засухи. Из этих данных вытекает, что еще при ранних фазах развития действие засухи нарушает нормальную закладку репродуктивных органов растения. В самом деле, как иначе можно объяснить уменьшение числа зерен в вариантах опыта, которые перенесли действие засухи только в период кущения и все остальное время развивались в оптимальных условиях влажности? Если растения, выращенные при непрерывной оптимальной влажности, имели на 1 сосуд 559 зерен, то растения, перенесшие действие 9% почвенной засухи в фазе кущения,

только 132. Все последующее развитие этих растений после фазы кущения и налива зерна прошло при оптимальных условиях влажности, а количество зерен, несмотря на это, получилось значительно меньше, чем у контрольных растений. Что налив зерен прошел в благоприятных условиях влажности почвы, показывают данные об абсолютном весе зерен. Абсолютный вес зерен (вес 100 зерен) у контрольных растений, выращенных при непрерывной оптимальной влажности, и у растений, перенесших действие засухи в фазе кущения, одинаков (он выражается соответственно в 2.57 и 2.56 г). Следовательно, уменьшение количества зерен у растений, перенесших действие засухи при кущении, относится целиком к отрицательному влиянию засухи на закладку репродуктивных органов.

Такие же факты, говорящие об уменьшении количества зерен, имеются в вариантах опыта, перенесших действие 30% почвенной засухи в фазе кущения. Но ввиду того что этот вариант опыта, в отличие от варианта с 9% почвенной засухой, не вносит ничего нового, мы как здесь, так и во всех других случаях не останавливаемся особо на этих данных и указываем их только в таблицах.

Значительный интерес представляют в этом отношении также и данные по вариантам опыта, перенесшим действие засухи в фазе колошения. Растения этого варианта дали также меньшее количество зерен по сравнению с контрольными растениями. Так, если контрольные растения дали, как уже указывалось выше, 559 зерен на сосуд, то растения, перенесшие действие 9% почвенной засухи, при колошении, дали только 91 зерно. Здесь, вероятно, в результате действия засухи в фазе колошения произошло повреждение цветочных органов и вследствие этого не было нормального цветения растений. Найти другие объяснения этому невозможно, тем более если учесть, что промежуток между колошением и цветением яровых пшениц выражается всего лишь в нескольких днях.

Результаты анализа абсолютного веса зерен тоже представлены на табл. 2, и они целиком подтверждают вышеуказанные положения по урожайным данным. Из этих данных бросается в глаза, во-первых, то обстоятельство, что абсолютный вес зерен во всех вариантах опыта, перенесших действие засухи только в фазе кущения, не уменьшается по сравнению с растениями, развивавшимися при непрерывной оптимальной влажности почвы. Это обстоятельство является лишним подтверждением того, что отрицательное влияние засухи в фазе кущения выражается в уменьшении числа зерен на одно растение. Во-вторых, из результатов анализа абсолютного веса зерен выделяются данные по уменьшению абсолютного веса зерен у растений, перенесших действие засухи в фазе колошения. Однако это обстоятельство нам кажется вполне естественным и не требующим особого разбора, поэтому мы здесь ограничиваемся лишь простой констатацией этого факта.

В результате проведения настоящих исследований мы приходим к выводу о том, что всякая засуха, на какой бы фазе развития она ни действовала на урожай растений, есть явление отрицательное и оно должно быть учтено при разработке приемов орошения растений.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
7.II. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Васильев И. М., Труды по прикладной ботанике, т. 27, вып. 1, 1929.
[2] Ген Е., Annales des sciences naturelles. Septième série botanique, 20, 1895.
[3] Делиникайтис С. А., Орошаемое земледелие, 1935.
[4] Зайцева А. А., Известия Академии Наук СССР. Отдел математических и естественных наук, 193 .
[5] Зайцева А. А., Известия Акад. Наук СССР, Биологическая серия, № 1, 1936.
[6] Ильин В. С., Растение и засуха, 1925.
[7] Коломиец И. А., Труды Лаборатории биохимии и физиологии растений Академии Наук СССР, т. 1, 1934.
[8] Коломиец И. А., ДАН, № 5—6, 1932.
[9] Коломиец И. А., ДАН, № 2, 1934.
[10] Коломиец И. А., ДАН, № 5, 1934.
[11] Кузьменко А. А. и Воробьев С. О., Биологические основы орошения полевых культур, Издание Академии Наук СССР, 1935.
[12] Максимов Н. А., Социалистическое зерновое хозяйство, № 1, 1935.
[13] Молибога А. Я., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 17, вып. 2, 1927.
[14] Петинов Н. С., Известия Академии Наук СССР, Биологическая серия, № 1, 1936.
[15] Петинов Н. С., Отчеты о работе за 1936 и 1937 годы.
[16] Прейль Ф., Journal für Landwirtschaft, Bd. 56, 1908.
[17] Сказкин Ф. Д., Социалистическое растениеводство, № 9, 1934.
[18] Стефановский И. А. и Гущин И. В., ДАН, т. XVI, № 9, 1937.
[19] Туманов, И. И., Труды по прикладной ботанике, т. 16, вып. 4, 1926.
[20] Туманов И. И., Труды по прикладной ботанике, т. 27, вып. 1, 1929.

E. N. KONOVALOV. ACTION OF DROUGHT ON THE YIELD OF SPRING WHEAT AT DIFFERENT PHASES OF PLANT DEVELOPMENT

SUMMARY

The problem of the present work was to study the influence of drought on the yield at different phases of plant development. The work was undertaken, first of all, because of dissentions in the views of separate investigators on the question of the action of drought on the yield; and secondly, because of the divergencies in the opinions of many research-workers, and in findings of agricultural practice concerning the stimulating action of drought on the yield when irrigating plants. The work does not altogether touch upon the biological side of the process of hardening, which has a tremendous importance for the adjustment of the vegetative organism to unfavourable climatic conditions, and in that number also to drought.

The researches were carried out in 1935, in conditions of a vegetation hut at the Laboratory of Plant Physiology of the Kazan State University. The soft spring wheat «Lutescence» of the 062 line served as object of research. The test plants were exposed to the action of 9 and of 30 p. c. soil drought at the time of «tilling» and «earing», while all the remaining time of vegetation they developed at optimal moisture. The control plants were grown from sprouts until complete maturing at an optimal soil moisture (at 70 p. c. of the total moisture capacity of the soil).

As a result of the researches conducted the following conclusion was drawn: every drought, at whatever phase of development it may act upon the plant yield, is always a negative phenomenon; and it should, therefore be accounted for when working up irrigation methods.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. С. КРУЖИЛИН, В. И. САМОЙЛОВ и М. С. ШЕСТИАЛТЫНОВ

ИЗМЕНЕНИЕ УГЛЕВОДОВ, АЗОТА И НАКОПЛЕНИЕ ЖИРА В ПОДСОЛНЕЧНИКЕ ПРИ ОРОШЕНИИ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Авторы установили, что при орошении, вследствие оптимальных условий влажности почвы, в листьях подсолнечника увеличивается процент дисахаридов и полисахаридов и снижается процент моноз и азота, что указывает на уменьшение гидролиза и улучшение синтеза.

Углеводно-белковый обмен является основным биохимическим процессом в растении.

Углеводы, как первый продукт фотосинтеза, являются не только преобладающими в комплексе органического вещества, но и основным энергетическим материалом в растении, а белки «представляют собой неизменный субстрат жизненных процессов, гетерогенную среду» (Костычев, 1933, ч. I, стр. 309). Понятно поэтому, что исследователей привлекает изучение углеводов и белков.

Карл Пех [K. Paech ([14])] указывает, что чем больше углеводов в растении, тем меньше распад белков, так как на энергетические процессы расходуются прежде всего углеводы; отсюда можно заключить, что при подвядании, когда больше расходуется углеводов, должно снижаться и накопление жира в растениях, поскольку он образуется главным образом из углеводов.

Васильев и Васильева ([1]) на основании своих опытов с различными сортами пшениц пришли к выводу, что после полива в растениях уменьшается количество моноз и увеличивается количество сахарозы и гемицеллюлозы, в то время как при засухе наблюдается обратная картина. Львов ([9]) установил, что в листьях табака при подвядании количество крахмала быстро уменьшается, а количество моноз увеличивается. В другой работе Львов ([8]) показал, что в нижних листьях табака крахмала больше, чем в верхних; в молодых листьях преобладают сахара в форме сахарозы, а в старых — в формах мальтозы.

Рушковский ([11]) отмечает, что количество углеводов в листьях подсолнечника увеличивается до цветения, а затем оно уменьшается в связи с передвижением их в семена.

Чижов ([13]) отмечает, что период максимального накопления азота в растениях подсолнечника падает на фазу корзинка-цветение. Львов ([9]) установил, что при подвядании нижних листьев табака наблюдался отток азотистых веществ в верхние листья.

Различными исследователями было установлено, что процент азота в листьях подсолнечника увеличивается до фазы образования

корзинки, а затем уменьшается. Во влажные годы, вследствие улучшения нитрификационных процессов в почве, в листьях растений азота содержится больше.

Большим числом исследователей было установлено, что с увеличением влажности почвы и относительной влажности воздуха процент жира в подсолнечнике увеличивается [Успенский ([12]), Раушенбах ([10]), Жмакина ([4]) и др.]. Но с переувлажнением почвы, а также при увеличении площади питания и на фоне азотистых удобрений, что способствует усиленному накоплению азота в растениях и белка в семенах, количество жира уменьшается, хотя абсолютный урожай жира увеличивается [Успенский ([12]), Раушенбах ([10])]. Количество жира снижается и при поражении ржавчиной, парализующей процесс ассимиляции.

С. Иванов ([5]) и Горяинов ([2]) пришли к выводу, что с увеличением влажности почвы до определенного предела кислотное число в семенах подсолнечника падает, вследствие уменьшения непредельных кислот, т. е. качество жира улучшается по высыхаемости и вкусовым особенностям.

В просмотренных нами исследованиях, непосредственно относящихся к нашей работе, мы не находим конкретной увязки динамики углеводно-азотистого обмена и жиронакопления подсолнечника с орошением. Это и послужило для нас основанием поставить подобные предварительные исследования, которые нами были проведены под общим руководством проф. Н. А. Максимова.

Экспериментальная часть полевых исследований была проведена в 1935 г. на Ершовской опытно-мелиоративной станции в Заволжье. Подсолнечник № 169 был высеян по зяби 20.IV, всходы появились 8.V. Делянки размером 250 м²; полив производился затоплением по бороздам, нормами 700—800 м³ на га за каждый полив. Сбор материала производился на следующих схемах опыта: без полива, один полив в фазу образования головки (22.VI), два полива 22.VI и 17.VII и дополнительные наблюдения на трехполивных схемах. Пробы брались в утренние часы (7—9 час.) периодически через 5—7 дней, с верхнего яруса листьев (4—5-й лист сверху), среднего и нижнего (3-й снизу, не засохший).

Собранные листья тотчас же убивались в термостате при 60°С, а затем досушивались на воздухе в тени.

Анализ производился на растворимые углеводы, общий и белковый азот, жир в семенах и его константы; углеводы определялись в трех ярусах листьев, а азот только в верхнем и среднем ярусах. Углеводы определялись по методу Хагедорн-Иенсена, отдельно монозы, дисахариды и полисахариды; общий азот по Кьельдалю, белковый азот в зерне и листьях по Барнштейну; жир по Сокслету способом экстрагирования, а кислотное число путем растворения жира в смеси эфира и спирта, с последующим титрованием.

Результаты исследований

Наблюдения над динамикой содержания растворимых углеводов (моноз и дисахаридов) в листьях подсолнечника показали очень интересную картину. Так, по группе моноз получены следующие данные.

Как видно из табл. 1, отмечается определенная закономерность; количество моноз в листьях на всех поливных схемах возрастает от нижнего яруса к верхнему. У растений однополивных и особенно у двухполивных схем во всех ярусах в течение вегетационного перио-

Таблица 1

Количество моноз, в процентах на 100 грамм сухого вещества

Наименование яруса листьев	Дата проб							
	22.VI	27.VI	10.VII	17.VII	22.VII	29.VII	6.VIII	13.VIII
Верхний (9-й снизу) ярус без полива	3.22	5.46	7.74	5.33	5.98	5.48	6.69	—
То же: один полив 2.VI	—	4.83	4.59	5.75	5.29	5.52	5.14	5.32
То же: два полива 21.VI, 17.VII	—	—	—	—	4.46	4.50	5.43	5.02
Средний (6-й) ярус без полива	—	—	6.62	5.34	5.53	—	—	—
То же: один полив 21.VI	—	—	4.90	5.41	5.59	—	—	—
Нижний ярус без полива	2.97	5.17	2.79	3.79	4.33	5.20	5.09	—
То же: один полив 21.VI	—	3.72	2.97	3.32	3.78	2.57	5.25	—
То же: два полива 21.VI, 17.VII	—	—	—	—	2.72	2.31	2.55	—

да количество моноз меньше (в противоположность засушливым условиям), чем у неполивных растений, за исключением отдельных случаев. Это указывает на более интенсивный отток углеводов (как отмечал и Васильев, 1931), вследствие хорошего насыщения водой тканей листа; интенсивный отток в свою очередь указывает на возможность более интенсивного накопления органического вещества, а в период налива зерна и на хорошее накопление жира. У неполивных растений в нижнем ярусе листьев к концу вегетационного периода содержится большее количество моноз, чем у поливных, очевидно, вследствие сильного гидролиза под влиянием обезвоживания и слабого оттока их; то же наблюдается и на других схемах к концу вегетационного периода (хотя уже менее резко выражено). В течение всего вегетационного периода процентное содержание моноз более или менее стабильно, с некоторым снижением к концу и небольшими колебаниями в середине вегетации, зависящими от метеорологических условий дня. Максимальное содержание моноз в верхнем ярусе неполивных растений отмечалось в конце вегетации, когда листья уже пожелтели и слабо ассимилировали, что, очевидно, можно объяснить усиленным гидролизом крахмала.

Рассмотрим данные по динамике дисахаридов (табл. 2).

Как видно из табл. 2, общее количество дисахаридов во всех этажах листьев больше, чем моносахаридов во всех схемах опыта. При этом количество их возрастает к концу вегетационного периода, в то время, как количество моноз остается стабильным, с небольшим понижением к концу вегетации. Повышение процента дисахаридов можно объяснить ослаблением оттока их к концу вегетации и уменьшением темпа перехода моноз в дисахариды, вследствие недостатка воды в листьях. И действительно наблюдения над содержанием воды в листьях показали, что к концу вегетационного периода процент воды резко снижается на всех схемах.

10.VII наблюдалось увеличение количества дисахаридов, особенно у неполивных растений, что можно объяснить повышением интенсивности ассимиляции под влиянием хороших осадков 6.VII. Проведенные нами наблюдения по ассимиляции показали, что после осад-

Таблица 2

Количество дисахаридов в листьях подсолнечника, в процентах на 100 грамм сухого вещества

Наименование яруса листьев и схем опыта	Дата проб							
	22.VI	27.VI	10.VII	17.VII	22.VII	29.VII	6.VIII	13.VIII
Верхний ярус без полива	6.50	6.22	9.01	6.32	7.39	8.00	9.93	—
То же: один полив 21.VI	—	7.40	7.67	6.26	6.00	8.26	8.94	9.05
То же: два полива 21.VI, 17.VII	—	—	—	—	5.25	6.94	8.45	8.82
Средний ярус без полива	—	—	8.76	6.74	6.95	—	—	—
То же: один полив 21.VI	—	—	5.86	6.49	6.92	—	—	—
Нижний ярус без полива	5.20	6.27	3.42[1]	5.69	5.26	7.56	9.03	—
То же: один полив 21.VI	—	6.03	4.70	5.14	5.69	4.69	7.80	—
То же: два полива 21.VI, 17.VII	—	—	—	—	3.85	4.80	4.90	—

ков, как и после поливов, интенсивность ассимиляции утром резко повысилась.

Во всех ярусах листьев растений на неполивной схеме, как видно из табл. 2, количество дисахаридов выше, чем у однополивных, и тем более, чем у двухполивных растений. Причина этого кроется, очевидно, в слабом оттоке у неполивных растений, вследствие недостаточного водоснабжения, на что указывает и Васильев (1); понижается ассимиляция у неполивных растений, что также указывает на то, что повышение дисахаридов является здесь следствием других причин, а не только ассимиляции.

Отмечается также, что количество дисахаридов всех ярусов листьев и на всех схемах в течение всего вегетационного периода примерно в полтора раза больше, чем количество моноз.

Интересная зависимость наблюдается по динамике дисахаридов в связи со вторым поливом. До второго полива растения на двухполивной схеме вели себя, как на однополивной схеме с одноименным поливом; после второго полива на этой схеме количество сахаров во всех ярусах резко снижается, но это не указывает на понижение активности растений, так как отток и ассимиляция и после второго полива возрастают.

Это указывает, повидимому, на то, что при улучшении водоснабжения растений увеличивается синтез растворимых углеводов в нерастворимые формы — крахмал (обратная «сахарная реакция»), чему соответствует и понижение осмотического давления в этот период, вследствие уменьшения осмотически активных сахаров. Это способствует большому отложению крахмала в тканях и увеличению роста растений (накоплению органического вещества). Именно здесь наблюдается явление, обратное тому, на которое указывал Львов (8), наблюдавший увеличение растворимых углеводов («сахарная реакция») и уменьшение крахмала (гидролиз), вследствие подвядания листьев табака при засухе.

[1] После осадков.

Через несколько дней после второго полива эти различия становятся менее резкими.

Наблюдения за динамикой нерастворимых полисахаридов (крахмала) показали следующее (табл. 3).

Таблица 3

Количество полисахаридов (крахмала), в процентах на 100 грамм сухого вещества

Наименование ярусов листьев и схем опыта	Дата проб							
	22.VI	27.VI	10.VII	17.VII	22.VII	29.VII	6.VIII	13.VIII
Верхний ярус без полива	9.06	6.53	9.41	8.05	9.47	9.68	—	—
То же: один полив 21.VI	—	9.11	9.78	9.42	9.48	10.54	9.82	9.20
То же: два полива 21.VI, 17.VII	—	—	—	—	9.61	11.34	9.04	10.64
Средний ярус без полива	—	—	9.62	8.17	7.85	7.85	—	—
То же: один полив 21.VI	—	—	8.38	8.48	9.64	—	—	—
Нижний ярус без полива	8.51	9.05	8.98	7.84	7.36	9.81	10.98	—
То же: один полив 21.VI	—	8.94	9.13	6.10	7.19	9.54	9.47	—
То же: два полива 21.VI, 17.VII	—	—	—	—	9.29	9.46	8.93	—

Как видно из табл. 3, количество крахмала примерно в 2 раза больше, чем моноз, и в 1.5 раза больше, чем дисахаридов во всех ярусах листьев (за исключением верхнего яруса у неполивных растений), на всех схемах и во все дни проб. К концу вегетационного периода содержание крахмала повышается с незначительным понижением в фазу цветения. Такое повышение вполне увязывается с понижением содержания моноз во второй половине вегетации, особенно в верхнем ярусе, что указывает на возможность перехода их в крахмал.

В нижнем ярусе листьев, как правило, меньше крахмала, чем в верхнем, на что указывает и Львов ([8]); исключение представляют неполивные растения при наблюдениях 27.VI и 10.VII. Средний ярус листьев по содержанию крахмала занимает промежуточное положение между верхним и нижним ярусами листьев.

В верхнем ярусе листьев количество крахмала, как правило, больше всего у растений двухполивной схемы, а затем у однополивной по сравнению с неполивными, т. е. наблюдается картина обратная содержанию моноз и дисахаридов.

Такова общая картина содержания растворимых и нерастворимых углеводов в листьях подсолнечника в зависимости от полива.

Рассмотрим данные по динамике азота (табл. 4).

Как видно из табл. 4, в верхнем ярусе листьев у неполивных растений до налива зерна количество общего азота больше, чем у поливных; после налива зерна они меняются местами. Повышенное процентное содержание азота в листьях неполивных растений в первой половине вегетации объясняется, повидимому, отмеченной низкой ассимиляцией этих растений, вследствие чего было слабое накопление углеводов, а отсюда слабо выражен прирост сухого вещества. К тому же, вследствие недостатка воды в листьях и слабого накопле-

Таблица 4

Количество общего азота в листьях подсолнечника, в процентах на 100 грамм сухого вещества

Наименование яруса листьев и схем опытов	Даты взятия проб						
	27.VI	11.VII	17.VII	22.VII	29.VII	7.VIII	13.VIII
Верхний ярус без полива	4.75	5.12	4.93	4.84	4.36	3.15	3.0
То же: один полив 21.VI	—	—	—	4.33	4.49	3.35	3.26
То же: два полива 21.VI, 17.VII	4.42	4.91	4.67	4.20	4.82	4.15	3.57
Средний ярус без полива	4.05	3.94	4.40	4.49	3.71	2.02	—
Тоже: один полив 21.VI	—	—	—	3.99	3.84	2.65	—
Тоже: два полива 21.VI, 17.VII	3.89	3.78	4.18	3.90	4.19	3.44	—

ния углеводов, очевидно, здесь (у неполивных растений) было слабое превращение азотистых соединений в белковую форму, а также слабый отток его из листьев в другие органы.

Снижение же азота у неполивных растений во второй половине вегетации можно объяснить уже более ранним их созреванием (подсыхание листьев), вследствие чего у них увеличивается отток азотистых соединений в семена, а поступление их из почвы ослабевает.

Максимум процентного содержания азота в листьях отмечается 11—17.VII в цветение, а затем несколько снижается, на что неоднократно указывали многие исследователи. У растений на двухполивной схеме во второй половине вегетации азота больше, чем на однополивной, и тем более, чем на неполивной схеме.

В среднем ярусе листьев наблюдается такая же закономерность; до начала налива зерна (до 22.VII) у неполивных растений больше азота, чем у поливных, а во второй половине вегетации обратная картина, т. е. азота больше в листьях растений двухполивной схемы, чем на однополивной и неполивной схемах.

После обильных осадков в первой половине июля наблюдалось повышенное содержание азота в листьях среднего яруса на всех схемах. Но все же в течение всего вегетационного периода в среднем ярусе листьев на всех опытных схемах азота было меньше, чем в верхнем ярусе.

Исследования качества урожая семян дали следующее результаты (табл. 5).

Из табл. 5 видно, что самый высокий процент жира получен из семян растений однополивной схемы с поливом в цветение 17.VII и двухполивной схемы с ранними двумя поливами — в фазу образования головки (21.VI) и в конце цветения (17.VII); за ними идет двухполивная схема с поздними поливами, трехполивная и, наконец, неполивная.

Причины лучшего накопления жира на схеме 4 с ранними поливами, по нашему представлению, кроются в следующем: ассимиляция у этих растений и отток были выше, а отток углеводов (особенно моноз) здесь был больше (табл. 1 и 2). К тому же содержание белка в семенах было относительно меньше, что снизило расход углеводов на образование белков и увеличило их использование на образование жира. Самый высокий процент содержания жира был в семенах на

Таблица 5

Процент жира, белка и кислотное число жира семян подсолнечника

№ схем	Наименование схем опыта	Процент жира на абсолютно-сухой вес ядра	Процент белка в семенах к сухому весу (сырой протеин)	Кислотное число
1	Без полива	44.6	27.72	0.81
2	Один полив 21.VI	46.5	24.43	—
3	Один полив 17.VII	49.1	—	0.74
4	Два полива 21.VI и 17.VII	49.0	24.75	0.86
5	Два полива 17.VII и 3.VIII	46.8	25.9	0.92
6	Три полива 21.VI, 17.VII и 3.VIII	46.6	—	1.12

однополивной схеме, политой в конце цветения (17/VII), вследствие очень интенсивной энергии ассимиляции в период налива зерна (см. пробы за 22/VII и 29/VII). Аналогичная с ней схема по первому поливу (N5), а также у растений на трехполивной схеме пониженный процент жира получен, повидимому, потому, что вследствие запаздывания с последним поливом (3/VIII) здесь наблюдалось самое сильное поражение растений ржавчиной, а это затруднило отток углеводов из листьев в семена, снизило энергию ассимиляции и было израсходовано много ассимилятов на повышенное дыхание, как это показали наши и другие исследования [Кружилин (7), Куприевич (1934), Кокин и Тумарисон (1934)]. Кислотное число падает с увеличением процента жира и увеличивается с ростом числа поливов, так как семена убираются несколько недозревшими и, следовательно, с большим числом непредельных кислот, но колебания в кислотном числе незначительные (например, на двухполивных схемах, хотя и резко разнящихся по проценту жира).

Выводы

1. При орошении, вследствие оптимальных условий влажности почвы, в листьях подсолнечника увеличивается процент дисахаридов и полисахаридов и снижается процент моноз и азота, что указывает на уменьшение гидролиза и улучшение синтеза. Таким образом здесь наблюдается процесс, противоположный условиям недостаточного увлажнения (при засухе). Общее количество растворимых углеводов в листьях у поливных растений, благодаря лучшей их обеспеченности водой, меньше, чем у неполивных, вследствие увеличения синтеза в крахмал, что повышает накопление сухого вещества.

2. По содержанию отдельных групп углеводов и азота верхние листья выделяются более высокими показателями, вследствие большей их активности в ассимиляции.

3. Вследствие высокой активности всех листьев, высокой энергии ассимиляции в период налива зерна и большего содержания углеводов у растений схемы 4 с ранними поливами оказалось выше и накопление жира.

Физиологическая лаборатория ВИЗХ.
Саратов.

Поступило
25. III. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Васильев И. М. и Васильева Н. Г., Изменения в содержании углеводов в пшеницах при закаливании в засухе, Известия Акад. Наук, № 9, 1934.
[2] Горяинов М. Н., Влияние влажности почвы на количество и качество масла и природу маслосемян, Записки Воронеж. СХИ, т. I, 1935.
[3] Гусев П., Селекция подсолнечника и методы определения масличности, Кандидатск. диссертация, рукопись, ВИЗХ, 1936.
[4] Жмакина Н., Влияние естественных факторов и приемов агротехники на количество и качество масла в семенах подсолнечника, Кандид. диссерт., рукопись, ВИЗХ, 1934.
[5] Иванов С. Л., Учение о растительных маслах, изд. ВСНХ, 1924.
[6] Иванов Н. Н. и Арасимович В. В., Орошение и качество урожая масличных, журн. «Соц. растениеводство», № 11, 1934.
[7] Кружилин А. С., Процесс дыхания растений в связи с изменением влажности почвы при орошении, Доклады ВАСХНИЛ, вып. 3, 1936.
[8] Львов С. Д. и Березнековская Л. Н., К вопросу о динамике углеводов и водного баланса табака в зависимости от яруса и производимых ломок, Труды БИН, Акад. Наук, т. I, 1934.
[9] Львов С. Д. и Фихтенгольц С. С., К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости, рукопись, 1935.
[10] Раушенбах М. Н., Зависимость накопления жира в семенах подсолнечника, горчицы и льна от различных условий влажной почвы и вносимых в нее удобрений, Труды ВИЗХ, т. III, 1932.
[11] Рушковский Н., Изменение химического состава семян при различном времени посева подсолнечника, журн. «Масложирдело», № 9—10, 1930.
[12] Успенский Н., Масличность подсолнечника и факторы ее определения, журн. «Масложирдело», № 6, 1928.
[13] Чижов Б. А., Накопление сухого вещества, зольных и азотистых веществ в культурных растениях в полевых условиях, журн. Опытной Агрономии Ю.—В., т. III, в. I, 1926.
[14] Paech K., Experimentelle Studien über die Anaerobiose höherer Pflanzen, Planta, B. 24, H. 4, 1938.

A. S. KRUZHILIN, V. I. SAMOILOV AND M. S. SHESTIALTYNOV. CHANGES IN CARBOHYDRATE AND NITROGEN CONTENT AND INCREASE IN FATS INDUCED IN SUNFLOWERS BY IRRIGATION

SUMMARY

1. Under irrigation, due to the optimum conditions of soil moisture, the percentage of disaccharides and polysaccharides in sunflower leaves is increased and the percentage of monosaccharides and nitrogen is decreased, which indicates a slackening of hydrolysis and an acceleration of synthesis. Hence, there is observed the opposite process to that induced by conditions of inadequate moisture (drought). The total amount of soluble carbohydrates in the leaves of irrigated plants, thanks to their being better supplied with water, is less than in those of non-irrigated plants, due to the accelerated synthesis of starch, which increases the accumulation of dry matter. This is especially marked under conditions of frequent irrigations per season, as compared with a single irrigation or no irrigation.

2. As regards content of separate carbohydrate and nitrogen groups, the upper leaves give higher indices, due to their greater activity in assimilation. This is particularly noticeable in plants given frequent irrigations per season, as compared with those not irrigated at all or given only a single irrigation.

3. In plants given early irrigations according to Scheme № 4, due to the heightened activity of all the leaves, the intense energy of assimilation during the filling out of the seeds, and the greater content of carbohydrates, there proved to be also a greater accumulation of fats.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et nsturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. С. ПЕТИНОВ

О ВРЕДНОЙ ТЕОРИИ «ЗАКАЛИВАНИЯ» И ЗНАЧЕНИИ КРИТИЧЕСКИХ ПЕРИОДОВ У РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ОРОШАЕМОГО ХОЗЯЙСТВА

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Автор на основании опыта стахановцев сельского хозяйства, своих экспериментальных данных и критического обзора литературы отрицает необходимость для повышения урожая «закаливать» растения в ранние периоды временной почвенной засухой в орошаемых условиях. Растения нужно ставить в условия бесперебойного снабжения водой (и пищей) в оптимально потребном для них количестве.

Этим же и определяется, по мнению автора, относительность значения и установления для орошаемых условия так называемых «критических» периодов у пшениц.

Значение их с точки зрения острой чувствительности к недостатку воды в определенные периоды развития важно, однако, в условиях применения перемежающегося увлажнения и, следовательно, экономии вследствие недостатка поливной воды.

1. Теория «закаливания» растений

В агрофизиологической литературе до последнего времени не установилось еще определенного взгляда на некоторые вопросы устойчивости растений к неблагоприятным факторам. Особенно много неясностей, несмотря на многочисленные и давние исследования, имелось и еще отчасти имеется в области воздействия на растение недостатка воды (засухи) и связанной с ним регулировки водоснабжения культурных растений.

Эти неясности происходили главным образом в результате «неправильного подхода у большинства исследователей к объяснению сложных процессов, являющихся функцией многих факторов, связанных законами взаимной интерференции» [Вильямс (7)]. Изучая, например, соотношение между величиной урожая культурных растений и количеством воды, находящейся в распоряжении растений, авторы не увязывали этого с условиями питания. Они игнорировали или забывали тот факт, что «с увеличением количества воды в почве в ней сгущаются условия анаэробиозиса, ведущего к уменьшению или даже полному прекращению разложения органического вещества почвы бактериями, вследствие чего соответственно ухудшаются условия питания растений» [Вильямс (7)].

Вместе с тем при большой влажности растения сильнее кустятся, образуют большее количество стеблей и колосьев; поэтому, чем боль-

ше влажность, тем больше растения нуждаются в азоте и фосфоре для образования пропорционального количества зерна [Прянишников (47)]. Растения же, обеспеченные одновременно обильным запасом питательных веществ, имеют возможность производительно использовать большее количество воды, имеющейся в их распоряжении. Вот почему акад. Вильямс считает далеко не безупречным известный опыт Гельригеля (9), в котором выражено прогрессивное уменьшение эффекта при всякой последующей прибавке равного количества влажности почвы. На блестящем примере анализа попытки Вольни (8) разобраться во влиянии на величину урожая одновременных изменений в количественном напряжении трех факторов — света, влажности почвы и содержания в ней пищи растений — акад. Вильямс так характеризует условия прогресса в сельскохозяйственном производстве: «Настоящий прогресс в сельскохозяйственном производстве возможен лишь в том случае, когда наше воздействие на условия, в которых протекает производство, направлено одновременно на весь комплекс его условий. Этот комплекс представляет одно органическое целое, все элементы которого связаны неразрывно. Воздействие на один из этих элементов неминуемо влечет за собой необходимость воздействия и на все остальные. Раз этого нет, мы неминуемо сталкиваемся с законом убывающего плодородия» (7).

Воздействуя только на один фактор — воду, такие исследователи, как Гельригель (9) еще в 1883 г., Вольни (8) в 1889 г., Ген (10) в 1895 г. и др., утверждали, что на развитие и рост растений неблагоприятно действует как избыток влаги в почве, так и ее недостаток: урожай растет вместе с влажностью почвы до известного предела (оптимум), а затем вновь падает. Из тех же работ Вольни и Гена было известно, что некоторое чередование в течение периода вегетации растений небольшой сухости почвы с влажностью иногда благоприятствует большему накоплению сухой массы и общего урожая. Однако конечные выводы у них различны.

Вольни, изучая значение степени обеспеченности водой трех периодов развития культурных растений — прорастания, кущения и созревания,— в опытах с яровой пшеницей показал, что урожай зерна резко снижается при недостатке воды в период кущения, если даже до этого периода и после него было оптимальное увлажнение (разрядка моя.— *Н. П.*). Наоборот, наблюдается большое увеличение урожая зерна при переходе от недостатка воды в самый ранний период — прорастания к оптимальному водоснабжению в период кущения и созревания. Этим опытом Вольни установил важный момент — значение периода кущения в жизни злаков как периода критического, в течение которого растение потребляет более всего воды. Ген же указал, что для получения большего урожая растения нужно подвергать временной сухости именно в ранние сроки вегетации (кущение).

Растения, выращенные, наоборот, во влажной почве и атмосфере, менее устойчивы к засухе, чем такие же растения, выращенные в сравнительно сухой почве [Прингсгейм (46)], ибо они далеко не сходны физиологически, а также анатомически и морфологически [Васильев (5)]. Несколько позднее (в 1908 г.) Прейль (45) также присоединился к взгляду, что достаточная почвенная влажность с предшествующей засухой в ранний период вегетации растений обеспечивает больший урожай. На основании проделанных в этой области работ Максимова (30, 31, 32, 33, 34, 35, 36) и его последователей [Фрей (60), Кокина (19), Туманов (55, 56), Васильев (3, 4, 5), Кондо (24) и мн. др.] стал

укрепляться взгляд, что влияние засухи на растение не только отрицательное, выражающееся в замедлении и приостановке процессов накопления сухого вещества, но и положительное — «закаливание», рассматриваемое ими в дальнейшем, как благоприятный, стимулирующий фактор. Непродолжительное завядание, вызываемое засухой, трактуется Максимовым (32), как «естественная и притом благодетельная по своим последствиям для растения реакция его на недостаток воды в его транспирирующих органах». В результате такого завядания растения, приобретая более ксероморфную структуру, резко понижают, почти приостанавливают транспирацию и тем самым защищают себя от высыхания. Поэтому завядание, сопровождающееся всегда значительным сокращением отдачи воды, нужно рассматривать, как важнейший способ сохранения им своего водного запаса во время засухи [Максимов (31)]. В дальнейшем Максимов (32), Туманов (55, 56), Васильев (1, 5) и др. приходят к выводу, что благодаря завяданию растения получают «закалку», новое анатомо-физиологическое качество, которое должно благоприятно отразиться на продуктивности растения. Туманов (55) прямо пишет, что «благодаря способности закаленных растений особенно интенсивно использовать периоды, когда в почве имеется доступная растению вода, они таким путем не только пополняют свои потери, происшедшие при завядании, но благодаря повышенной ассимиляции почти догоняют контрольные растения в отношении интенсивности накопления сухого вещества единицей листовой площади, причем растения обладают, конечно, различной способностью оправляться от вредных последствий засухи в последущий благоприятный период. Просо, например, даже после сильного и продолжительного завядания способно дать конечный результат, мало отличающийся от урожая контрольных растений; у овса же, наоборот, наблюдается убыль сухого вещества» [Туманов (56)].

Целый ряд других работ, подкрепленных физиологическими показателями, вскрывает «природу» закаливания растений, но все они дают представление о положительном действии закаливания только на отдельные функции жизнедеятельности растений. Так, например, растения, поставленные в условия недостаточного водоснабжения, не испытавшие этого недостатка раньше, снижали интенсивность транспирации [Васильев (3, 5) и Фрей (60)], слабее ассимилировали [Туманов (55)], повышали содержание растворимых углеводов [Васильев (6)], увеличивали за счет нарастания гидрофильных коллоидов водоудерживающую способность тканей [Туманов (55)] и пр. Но растения сухой почвы (перенесшие засуху) при повышении почвенной влажности до оптимального уровня значительно увеличивали интенсивность транспирации [Фрей (60)], энергичнее ассимилировали [Туманов (55), Зайцева (13, 14)], быстрее накапливали сухое вещество [Туманов (55)].

Нельзя говорить, однако, о положительном действии засухи, ограничиваясь констатацией изменений только отдельных функций жизнедеятельности растений, и тем более когда наряду с этим совершенно определенно отмечается снижение общего урожая зерна. По данным опытов, например, проведенных Удольской (57) в вегетационных условиях, засуха, перенесенная пшеницей в фазу кущения, значительно изменяет физиологические особенности растений: увеличивается водоудерживающая сила листьев, изменяются анатомические коэффициенты у части сортов пшениц, повышается энергия ассимиляции, резко

увеличивается содержание азота в зерне, но снижается общий урожай зерна. Представление о возможности стимулировать ассимиляционную работу растения воздействием засухи, превращая ее из вредного фактора в полезный и используя его как способ увеличения урожая, особенно настойчиво поддерживает Зайцева ([13, 14]), несмотря на бедность и неубедительность экспериментального материала. Все опыты поставлены были в вегетационных условиях в Ленинграде и Москве преимущественно с молодыми проростками и ни разу не доведены до учета урожая. Физиологические процессы изучались вне развития, изолированно, без сравнения даже с динамикой накопления сухого вещества. Поэтому естественно напрашивается прежде всего вопрос: а как долго сохраняется после закаливания подъем ассимиляционной деятельности растений, достаточно ли этого взмаха, чтобы в итоге обеспечить повышенный урожай, или, может быть, эта реакция в дальнейшем развитии растения никакой существенной роли для увеличения урожая не имеет?

Во всяком случае одно ясно: растения, прошедшие «закаливание», безусловно отличаются своими анатомо-физиологическими и морфологическими качествами. Но вряд ли можно приспособить положительное действие «закаливания» к повышению урожая.

Обобщение, сделанное в работах многих исследователей [Максимов ([36]), Туманов ([55, 56]), Молибога ([37]), Макаров и Гельфанд ([29]), Васильев ([4, 5]), Коломиец ([20, 21, 22, 23]), Кузьменко и Воробьев ([27]), Сказкин ([50, 51, 52]), Петинов ([40, 43, 44]) и др.], сводящееся к тому, что необходимым стимулом к повышению урожая является неглубокая, временная засуха, которой подвергаются растения на ранних фазах своего развития, должно быть пересмотрено со строгой дифференцировкой воздействия почвенной и атмосферной засухи. Конкретные выводы некоторых авторов сводились к следующему.

1) Засуха в период кущения (пшеница Маркиз) при последующем переходе растений в оптимальные условия не только не вредит, но действует стимулирующим образом на урожай зерна [Молибога ([37])].

2) Закаливание растений к засухе на ранних стадиях развития является одним из важнейших условий для успешности их дальнейшей культуры при орошении, и с этой точки зрения возможная затяжка с первым поливом является даже выгодной [Максимов ([36])].

3) Подготовка яровых хлебов к неблагоприятным атмосферным условиями («атмосферной засухе») должна итти путем «закаливания» почвенной засухой. В орошаемых условиях это значит по возможности оттягивать срок первого полива [Васильев ([4])].

4) Хлопчатник, испытавший недостаток воды в первой половине своего развития (до цветения) и поставленный затем в оптимальные условия водоснабжения, увеличивает количество бутонов и завязей и дает меньший процент их опадания [Макаров и Гельфанд ([29])].

Макаров и Гельфанд в качестве «основного мероприятия» по поднятию урожая хлопчатника для средних и южных районов Средней Азии рекомендуют поэтому подвергать растения «закаливанию», сознательно подавлять рост растения в первый период их развития (до цветения), чтобы предупредить массовое опадание бутонов и завязей.

Институт физиологии растений Академии Наук СССР в течение 4 лет (1932—1935) настойчиво защищал и внедрял в практику орошаемого земледелия вредную теорию «закаливания». На позициях этой теории Институт стоял по существу с самого начала своих ра-

бот по орошению, т. е. с 1932 г. Она являлась его исходной теоретической предпосылкой с парадоксальным девизом: «борьба с засухой при помощи самой засухи». Во всех отчетах Института физиологии растений и в опубликованных работах за 1932—1936 гг. (Петинов, Зайцева, Коломиец, Кузьменко) защищалась указанная точка зрения.

Для иллюстрации приведем несколько примеров.

1. «Пшеница после воздействия неглубокой засухой в фазу кущения и начала стеблевания становится более устойчивой как к иссушающему действию атмосферы, так и к чрезмерному увлажнению почвы и повышает урожай до 80% по сравнению с контролем» [Коломиец ([23])].

2. «Подвергнутые временной засухе на определенной стадии развития растения по предоставлении им в дальнейшем благоприятных условий — снабжение водою — дают резко повышенный урожай» (Коломиец). «Таким образом намечается разрешение задачи управления урожаем в условиях поливного хозяйства при помощи самой засухи» [Рихтер ([39])].

3. «Нужно чередовать влажность почвы с предварительной, временной сухостью, иначе говоря, закаливать растения, и тогда результат урожая будет эффективнее. Необходимым стимулом к повышению закаленности растения является неглубокая временная засуха, которой подвергаются растения на ранних стадиях своего развития» [Петинов ([44])].

4. ...«нам представляется неправильным стремиться равномерно снабжать растение водой на протяжении всего периода его развития. Может быть целесообразно было бы создать такие условия, при которых чередованием временных засух с поливами могли бы держать ассимиляционную деятельность на повышенном уровне» [Зайцева ([13, 14])].

5. Наконец, в своем докладе на общем собрании сессии Академии Наук СССР 22.X.1934. акад. А. А. Рихтер говорил: «Становится несомненным, что практика поливного хозяйства с установкой на высокий (25 ц), устойчивый урожай вовсе не должна ориентироваться на постоянное оптимальное довольствие культурного растения водой. При таком тепличном содержании растения получается, конечно, высокий, но не возможный высокий урожай, подверженный кроме того ряду случайностей. Задачей растениевода-физиолога должно быть выявление у культурного растения новых возможностей, новых качеств, целиком используемых в последующих оптимальных условиях развития. Поэтому при выработке ирригационного гидромодуля в его периодичности и высоте необходимо будет прежде всего считаться с возможностями управления урожаем в положительную сторону при помощи отрицательных факторов — недостатка влаги» [Рихтер ([49])].

Таким образом совершенно ясная задача «при всяких климатических условиях отвоевать у природы высокий устойчивый урожай» с самого начала исследовательской работы по орошению в Институте физиологии растений Академии Наук СССР с 1932 г. пошла по неверному пути. «Теории», противопоставляемые теориям Тимирязева, Вильямса, Лысенко, «подкреплялись» полевыми опытами, проводимыми по принципу единственного различия. В этих опытах, как правило, отсутствовал подлинный контроль делянки с оптимальным снабжением растений водою и питательными веществами. Очевидно, все защитники теории «закаливания» неверно отождествили значение закаливания: а) как приспособления к выживанию, против чего нет

оснований возражать, и б) как приспособления к получению нормального урожая. Это и привело к механическому перенесению теории «закаливания» в практику орошаемого земледелия.

Как аргумент против практики раннего первого полива для яровых пшениц (до кущения) в целях «закаливания» растений выставлялось еще утверждение, что такой полив приводит растения к изнеживанию, так как листья и другие органы приобретают менее ксероморфную структуру и растения в гораздо меньшей степени могут поэтому противостоять засухе [Максимов ([31])]. При длительном межполивном периоде поливная пшеница ввиду изнеживания страдает от засухи больше, чем неполивная [Новиков ([38])].

По той же причине вследствие «изнеживания» растения в сильной степени, как считает Красносельская-Максимова ([25, 26]), страдают и от воздушной засухи. Этот автор помещал в суховейники растения, выращенные при различной влажности почвы, и подвергал их искусственному суховею различной длительности. В результате получилось, что яровые злаки, как, например, ячмень, овес, менее страдали от засухи при пониженной влажности почвы (40% от полной влагоемкости). При переменной влажности почвы суховеи менее губительны при переходе от 40 к 60%, чем от 60 к 80%. Урожай почти не снижался от действия суховея в период молочной спелости в том случае, когда растение выращивалось сначала при пониженной влажности (40%), а затем перед самым опытом она доводилась до 60%. Наоборот, резкое снижение урожая наблюдалось, если растения выращивались при 60%, а затем были подвергнуты действию суховея.

Однако полевой опыт Института физиологии растений Академии Наук СССР, по данным 1936 г., сводный материал стахановцев сельского хозяйства и опытных учреждений ([11]), данные опытов ВИЗХ за 1936 г. показывают прежде всего, что пшеница на орошаемых площадях при достаточной влажности почвы менее уязвима для засухи, жары и суховея.

2. Отрицательное значение завядания

Практика, вопреки утверждениям сторонников теории закаливания, показала, что всякая подсушка и всякое голодание растений независимо от возраста влекут задержку роста и снижают накопление сухого вещества. «Закаливание» растений в раннем возрасте влечет подсушку и голодание как раз в тот момент, когда они в силу относительно слабо развитой корневой системы могут питаться т о л ь к о за счет верхнего горизонта почвы, обычно плохо обеспеченного в весенний период (засушливые районы) влагой и отчасти питательными веществами. Рекордных урожаев «закаливание» ни при каких условиях не обеспечит. Там, где его применяли, всегда была большая потеря урожая [Учеваткин ([59])]. Засуха и вызванное ею завядание растений кладут отпечаток на весь дальнейший ход жизнедеятельности растений: даже при полном насыщении водой растение продолжает питаться так, как если бы ему нехватало воды [Ильин ([15, 16]), Делиникайтис ([12])]. Синтез углеводов у растений, оправившихся после увядания, идет почти таким же сниженным темпом, как и во время увядания, вследствие того, что ассимиляционная ткань пострадала и устьица понизили свою работоспособность. Растения, увядшие и оправившиеся после завядания, характеризуются повышением дыхания. Распад органических веществ у них идет более сильно, чем у растений неувядавших: крахмал исчезает, и тем скорее, чем глубже было увядание.

уменьшается общее количество сахаров, отчего концентрация клеточного сока в замыкающих клетках сильно уменьшается. Но, что особенно важно, по данным Ильина (15), разрушительные тенденции, установившиеся при увядании, не только не исчезают после возвращения растения к нормальным условиям, но депрессия продолжается даже при насыщении его водой.

Одновременно с этим падает синтетическая способность растения, и чем дольше оно было в обезвоженном состоянии, тем труднее возврат к нормальному синтезу.

Отсюда вывод: всякое запаздывание с поливами, приводящее растение к увяданию, страданию от недостатка воды, непоправимо полностью, если даже растения будут поставлены в дальнейшем в оптимальные условия увлажнения. Растения с первых же дней надо держать в оптимальных условиях увлажнения, чтобы они во время всей вегетации развивались интенсивно, не испытывая каких-либо недостатков. Наоборот, каждая задержка в развитии действует отрицательно и снижает продукцию [Делиникайтис (12)]. Следует напомнить здесь работу Гарриса (11), который показал, что число зерен в каждом колосе в значительной степени зависит от полива, данного в течение раннего периода роста.

3. Значение «критических» периодов у растений при орошении

Другой вопрос, тесно связанный с практикой орошения сельскохозяйственных культур, вокруг которого почти беспрерывно идет спор агрофизиологов,— это вопрос о «критических периодах» в жизни растений. По мнению многих исследователей, растения в различные периоды своего развития предъявляют к воде неодинаковые требования. Период наиболее интенсивного роста, когда требуется большое количество питательных веществ, совпадает с острой потребностью в воде. Засуха в это время может роковым образом отразиться на урожае. Такие периоды в жизни растений проф. Броунов (2) назвал «критическими». Они наступают для различных растений, даже для различных сортов и для разных мест, не в одни и те же периоды вегетации и не в одни и те же календарные сроки. В связи с этим в естественных условиях роста, при большой изменчивости комплекса условий внешней среды и работе с разным сортовым материалом, не удивителен разнобой, который имеется в литературе о критическом периоде у яровой пшеницы [Кузьменко и Воробьев (27)]. Но этот разнобой существует не только в отношении сроков и фаз развития для отдельных сортов сельскохозяйственных культур одного и того же почвенно-климатического комплекса — сроков, которые совпадают с наличием критических периодов, но и по существу — в отношении признания или отрицания критических периодов у растений вообще.

Определение «критических» периодов у растений велось различными путями [Сказкин (51)]: путем выявления коррелятивной зависимости между урожаем и осадками того или иного месяца и фазами развития растений [Равич (48), Кезер и Робертсон (17)], путем искусственного завядания в сосудах [Молибога (37), Киритеску Арва (18), Торнау и Мейер (54), Кондо (24), Коломиец (22, 23)].

Укажу на выводы только некоторых исследователей. По данным Ильина (16), для условий Саратовской опытной станции наибольший расход воды яровой пшеницей Полтавкой наблюдался в период выхода в трубку до колошения.

Молибога ([37]) для яровой пшеницы Маркиз установил, что критический период в отношении почвенной влаги совпадает в первую очередь с периодом колошения и во вторую — с периодом выхода в трубку; засуха в период налива оказалась менее опасной.

Коломиец ([23]) считает, что яровые пшеницы наиболее отзывчивы к влиянию почвенной засухи в стадию перехода растения к генеративному развитию, т. е. в стадию, предшествующую выметыванию колоса (дней за 5—7 до колошения).

Максимов ([36]) выделяет два критических периода по отношению к воде: первый — от конца кущения до колошения и второй — от начала налива до конца молочной спелости.

В первом случае начинается быстрое развитие стеблей, листьев и колоса, и в связи с этим быстро возрастает потребление воды. Во втором случае идет мобилизация и передвижение в колос находившихся до того в вегетативных органах питательных веществ; требуется поэтому для создания полновесного зерна достаточно обильное водоснабжение.

***

Другие авторы [Васильев ([4]), Деленикайтис ([12])] отрицают значение «критических» периодов.

Чувствительность растения к неблагоприятным внешним условиям в какую-либо фазу его развития будет разная, в зависимости от того, в каких условиях растение до этого находилось. И «критическая» фаза в развитии растения, когда оно особенно должно быть чувствительно, скажем, к засухе, может не быть критической, если растение будет «закалено», подготовлено соответствующим режимом к засухе [Васильев ([4])]. Права Удольская ([58]), когда говорит по этому поводу, что растение рассматривается в работе Васильева как пассивный объект «воздействия» внешних факторов. Теория стадийного развития подразумевает не только воздействие внешних факторов на развитие растений, но и глубокие качественные изменения, вытекающие из самого факта развития растений.

Из работ акад. Лысенко ([28]) известно, что потребность растения к различным факторам внешней среды, вернее, к разным ее комплексам, в связи со стадийным развитием неодинакова на протяжении периода вегетации.

При определении наибольшей потребности растений в воде нужно учитывать стадийное развитие растений, состояние самого растения в течение периода вегетации, его сортовые, биологические и физиологические особенности, конкретные данные почвенно-метеорологических условий.

Ошибка некоторых защитников «критических» периодов в применении к орошаемому земледелию заключается не только в том, что они пытаются установить схему, общую для всех сортов одной культуры, без учета биологических и физиологических свойств ее, или даже для ряда культур, для ряда районов с различными почвенно-климатическими условиями, но, главное, в том, что воду будто нужно давать т о л ь к о в критический период, а в остальное время она не нужна. «Критический» период, в понимании проф. Броунова, это ведь период н а и б о л ь ш е й чувствительности растений к недостатку какого-либо метеорологического фактора, в данном случае воды (разрядка моя. — *Н. П.*). В п р а к т и к е п о л и в н о г о х о з я й с т в а н а д о п о м н и т ь п о э т о м у, ч т о и м е н н о в э т и

периоды особенно опасно подвергать яровую пшеницу недостатку воды. Из этого вытекает и значение поливов, приуроченных в первую очередь к критическим периодам в случае невозможности полностью удовлетворить растения водой в потребном количестве в течение всего вегетационного периода.

Такими периодами у яровой пшеницы для засушливых районов Заволжья являются:

1) первый период: начало — середина кущения (начало дифференцировки точки роста), когда нужно обеспечить нормальное заложение колоса и лучшее развитие корневой системы;

2) второй период: стеблевание — начало дифференцировки и формирования частей цветка, переход растений вместе с тем к интенсивному росту, развитию стеблей, листьев и колоса;

3) третий период: от начала и до полного колошения — период дальнейшего роста и развития (главным образом генеративного) яровой пшеницы.

4) четвертый период: начало налива зерна, когда нужно создать хорошие условия для образования и развития зерна.

4. Установление «оптимальных» поливных схем для яровой пшеницы

На протяжении целого ряда лет, вплоть до засушливого 1936 г., наши опытные и научно-исследовательские учреждения, в том числе и Институт физиологии растений Академии Наук СССР, занимавшиеся вопросами орошения, считали, что наивысший возможный урожай яровых пшениц можно получить путем орошения по заранее твердо установленной схеме с различным числом поливов (чаще — два, реже — три), распределенных с учетом «критических» периодов по отдельным фазам развития.

Такие стандартные схемы, установленные даже с учетом всех местных почвенно-климатических условий и сортовых особенностей культуры, благодаря изменчивости метеорологических факторов и состояния влажности почвы по годам, давали почти всегда разноречивые результаты. Попытки такого рода особенно были бесплодны, потому что они не действенны, оторваны от знания и учета потребностей самого растения, конкретного состояния окружающей среды, прежде всего состояния влажности почвы и наличия в ней питательных веществ. Так же бесперспективными и ненадежными по тем же причинам являются проверка и уточнение в течение даже целого ряда лет подобных схем орошения. Неудивительно поэтому, что при таком ограничении числа поливов с предпочтением двухполивной схемы не было случаев получения рекордных урожаев.

Положение еще более усугубилось тем обстоятельством, что схемы орошения с предельным, ограниченным до двух, числом поливов базировались на будто бы положительном значении «закаливания» под влиянием временной неглубокой почвенной засухи на ранней фазе развития и, как уже отмечалось, на категорическом требовании проведения поливов только в критические периоды. Путь к получению высоких урожаев намечался при помощи самой засухи, путем некоторого закономерного распределения периодов максимального увлажнения (полива) и периодов почвенной засухи, вызы-

вающих завядание [Кузьменко и Воробьев ([27]), Коломиец([21, 22, 23]), Петинов([40, 43, 44])].

Главной причиной низкой в итоге эффективности в смысле урожая зерна двухполивной схемы орошения послужили:

а) бчевидный недостаток поливной воды;

б) признание положительного значения «закаливания» в ранней фазе (кущение) и вследствие этого

в) ориентация на поздний первый полив и недооценка значения первого полива в ранний период развития (начало кущения);

г) слепая боязнь изнежить растение с установкой на поздний первый полив (стеблевание) и ограниченное (до двух) число поливов. Отсутствие в итоге целостной теории в агротехнике подменялось рецептурными 2—3 поливными схемами орошений как мера борьбы с засухой применительно ко всем районам и сортам.

С такими утверждениями выступили работники Всесоюзного института растениеводства ВАСХНИЛ ([48, 49, 50]), Всесоюзного института зернового хозяйства (ВИЗХ, Саратов), Института физиологии растений Академии Наук СССР ([40, 41, 42, 43, 44,]) и др. Но проведенные Институтом физиологии растений Академии Наук СССР и Всесоюзным институтом зернового хозяйства (ВИЗХ, Саратов) в широкой производственной обстановке в различных районах Заволжья (Саратовской и Куйбышевской областях) опыты в засушливых условиях 1936 г. с учетом опыта стахановцев-колхозников дали большой и богатый материал, показывающий всю несостоятельность взглядов на положительное значение «закаливания» растений почвенной засухой в ранние периоды развития, в условиях орошаемого земледелия, а также бесперспективность и неправильность установления стандартных схем с ограничением до двух и даже одного полива.

5. Результаты работ 1936 г.

Обратимся к рассмотрению и обсуждению результатов работы Института физиологии растений АН по орошению за 1936 год. Опытные участки были в пяти местах: 1) колхоз им. Чапаева, Пугачевского района, Саратовского края; 2) Савинская опытная станция Саратовского сельскохозяйственного института; 3) колхоз им. Вахитова, Подбельского района, Куйбышевской обл.; 4) колхоз им. Политотдела, Обшаровского района, Куйбышевской обл. и 5) Кинельская опытная станция Куйбышевского сельскохозяйственного института (опыты в полевых и вегетационных условиях).

Все работы в Куйбышевской области проведены совместно с кафедрой физиологии растений Куйбышевского сельскохозяйственного института (зав. кафедрой Г. А. Зак).

Метеорологические условия

Весна (вторая половина) и лето 1936 г. по сравнению с предыдущими годами были исключительно засушливыми как раз для основных вегетационных месяцев. Поэтому результаты работы этого года являются в высшей степени ценными как проверка в самых суровых метеорологических условиях всех предыдущих данных. Эти условия, суровые почти для всех районов Заволжья, можно характеризовать по данным Кинельской метеорологической станции следующими моментами:

а) Распределение осадков, в мм

Месяцы	Декады	1936 г.	Средн. за 30 лет
Апрель	1	25.9	8.7
	2	1.1	9.0
	3	5.2	5.2
За месяц		32.2	22.9
Май	1	13.1	9.8
	2	0.7	9.0
	3	5.7	12.9
За месяц		19.5	31.7
Июнь	1	0.1	9.8
	2	4.3	13.4
	3	9.0	13.0
За месяц		13.4	36.2

б) Средняя температура воздуха

	1936 г.	Средн. за 27 лет
Май (2-я половина)	17°	15°

	Декады	1936 г.	Средн. за 27 лет
Июнь	1	24.8	17.8
	2	22.8	20.0
	3	23.2	20.0

в) Относительная влажность воздуха, в %

	Декады	1936 г.	Средн. за 27 лет
Май	1	51	46
	2	45	49
	3	48	47
Июнь	1	39	52
	2	36	56
	3	49	56

г) Средняя температура на поверхности земли

	1936 г.	Средн. за 27 лет	Выше многол. средн. по м-цам 1936 г.
Май (средн. за м-ц)	31.9	17.6	+14.3
Июнь » » »	51.8	23.7	+28.1
Июль » » »	44.1	25.5	+18.6

Как общая сумма осадков, так и особенно распределение их во времени было, следовательно, очень неблагоприятно для роста и развития яровой пшеницы. Наличие достаточного количества влаги в почве в начале весны хотя и вызвало повсеместно дружные хорошие всходы, но недостаток той же влаги в момент острой потребности пшеницы, ощущаемый в период начала кущения-колошения, резко отрицательно отразился на состоянии растений (неполивных): слабое

укоренение, эфемерность развития и чрезвычайно низкий урожай (см. ниже). Однако решающее влияние на урожай оказали не только недостаток воды в указанный период развития пшеницы, но и значительно повышенная температура воздуха и поверхности почвы, низкая относительная влажность воздуха и иссушающие суховеи.

Пшеница оказывается наиболее уязвимой для жары и суховея не в период молочной спелости и дозревания, как обычно считают, а во время интенсивного роста и цветения. Пшеница, захваченная жарой до колошения, даже в условиях ирригации, как показали опыты 1936 г., высоких урожаев не дает. Вот почему в засушливый 1936 г. исключительное значение имел срок первого полива, который нужно было проводить в ранний период развития пшеницы — начало кущения.

Обсуждение результатов

Сопоставим прежде всего результаты, полученные в районах с различными условиями вегетации в ранний период развития яровой пшеницы.

Савинская опытная станция

Почва солонцеватая. В опыте яровая пшеница Melanopus № 069. Полные всходы 13 мая.

Почти до самого конца мая в период от начала всходов и за 3—4 дня до начала кущения стояла прохладная погода, развитие растений шло медленное, недружное.

К концу мая, хотя и не было напряженных метеорологических факторов, но влажность почвы была недостаточной, близкой к пределу допустимого снижения перед поливом, равной около полуторной, двукратной максимальной гигроскопичности. Для почв Заволжья это будет 13—14% влажности ([12]). В период 30 мая — 2 июня на всех делянках, в том числе и на контрольных неполивных, проведен первый полив при норме 600—700 м³. В дальнейшем контрольные уже не поливались. Второй полив был 13.VI при норме 1 000—1 200 м³ (на 70 см глубины промачивания при 80% от полной влагоемкости). Третий полив на ту же глубину промачивания был проведен 25.VI и четвертый — 3.VII. Фазы развития яровой пшеницы, соответствующие календарным срокам поливов, указаны в приводимой ниже таблице учета урожая.

	Урожай зерна, в ц/га
1. Контроль (с одним поливом за 3—4 дня до начала кущения)	3.4
2. Поливная: 1-й полив—3—4 дня до начала кущения 2-й полив—полное кущение 3-й полив—полное колошение . . .	22.0
3. Поливная: 1-й полив—3—4 дня до начала кущения 2-й—начало стеблевания 3-й—полное колошение	23.0
4. Поливная: 1-й полив—3—4 дня до начала кущения 2-й полив—начало стеблевания 3-й полив—начало заложения зерна .	28.0
5. Поливная: 1-й полив—3—4 дня до начала кущения 2-й—полное кущение 3-й полив—начало выбрасывания остей 4-й полив—начало заложения зерна .	37.0

В этом случае второй полив в фазу начала стеблевания, ввиду более равномерного распределения поливной воды, дал лучший эффект, чем тот же полив в кущение.

Ввиду резкого повышения температуры воздуха и почвы, а также иссушения почвы в период цветения — налива зерна более поздний срок третьего полива (начало заложения зерна) оказался эффективнее, чем полив в колошение, так как был обеспечен, очевидно, лучший налив зерна.

Ясно, что ограниченное число поливов (два-три) в условиях засушливого года не обеспечивает хорошего урожая. Совершенно необходимо проводить их больше с таким расчетом, чтобы не допускать снижения влажности почвы более чем до 20% (7—8% доступной для растений воды), не доводить растений в течение вегетационного периода и в особенности в ранний период их развития (начало кущения) до страдания от недостатка воды. В этом отношении особенно показателен урожай в 37.0 ц/га с той площади, на которой растения благодаря своевременным поливам не испытывали острого недостатка воды в течение вегетационного периода.

Колхозы Куйбышевской области

Колхоз им. Политотдела и колхоз им. Вахитова. Почва — обыкновенный карбонатный чернозем.

С начала посева до полного стеблевания осадков и предварительного полива не было, стояла жаркая погода. Растения в молодом возрасте прошли естественное атмосферное «закаливание» (отрицать которое нет никаких оснований), и им вовсе не следовало давать еще и почвенного «закаливания». В этом случае запаздывание с первым поливом на 5—6 дней чрезвычайно отрицательно отзывается на росте и развитии яровой пшеницы: резко снижается энергия кущения, уменьшается количество колосоносных стеблей, колосья образуются с пониженным числом колосков и зерен, задерживается общий рост, и, как правило, очень снижается урожай. Приведу примеры:

Урожай зерна яровой пшеницы Hordeiforme 0189, в ц/га

	Колхоз им. Политотдела	Колхоз им. Вахитова
1. Контроль (без полива)	0.19	0.20
2. Поливная: 1-й полив — кущение 2-й полив — колошение . .	25.18	20.0
3. Поливная: 1-й полив — начало стеблевания 2-й полив — колошение . .	20.45	17.0
4. Поливная: 1-й полив—начало кущения 2-й полив—начало выбрасывания остей 3-й полив—начало заложения зерна	—	34.0

Как видно из приведенных данных, запаздывание с первым поливом до начала стеблевания неуклонно ведет к снижению урожая. Уже к периоду кущения пшеницы влажность почвы достигла в среднем 14—15%, т. е. предельного снижения, и растения начали ощущать недостаток воды, повидимому, еще в период начала кущения. Следовательно, до некоторой степени своевременный первый полив, проведенный в соответствии как с фактическим состоянием и потребностью самого растения в данный момент, так и с наличием влаги в корнеобитаемом слое почвы, оказал прежде всего решающее воздействие

на рост, развитие и конечный урожай пшеницы. В этом случае растения не были подвержены страданию в той или иной форме. Иное дело, когда пшеница в связи с задержкой первого полива подвергалась под влиянием недостатка воды даже кратковременному и неглубокому завяданию со всеми присущими внешними признаками потери тургора и пожелтевших листьев и пр. Такие растения должны были пройти «закаливание» и иметь повышенный урожай по сравнению с незакаленными. В практике же получилась обратная картина, и по мере запаздывания с первым поливом урожай изменялся в направлении 34.0—20.0—17.0 ц/га. Такие же соотношения получены и на опытном участке в колхозе им. Чапаева, Саратовского края, и в Куйбышевском сельскохозяйственном институте.

Таким образом «закаливание» почвенной засухой на ранних фазах развития пшеницы в условиях засушливого лета имело резко отрицательный характер. Применение его было связано с большим снижением урожая, и отсюда ясно поэтому значение «закаливания» в условиях орошаемого земледелия, как ошибочной, вредной установки.

Вегетационный опыт

Параллельно с полевыми опытами был проведен вегетационный. Сосуды типа Вагнера, вес абсолютно сухой почвы 6.0 кг. Почва — обыкновенный карбонатный чернозем. Сорт яровой пшеницы — Hordeiforme № 0189.

Водный режим

При посеве во всех вариантах влажность была 60% от полной влагоемкости.

В период кущения влажность почвы была снижена до 40% и поддерживалась так в течение 7 дней, кроме одного варианта, в котором влажность в 40% была только в течение 2 дней. В последнем случае никаких признаков страдания у растений не было. После этого «контрольные» сосуды были оставлены до конца созревания при 40% влажности почвы, а у так называемых «поливных» влажность почвы доведена до 80% (фаза развития с ранним первым поливом — в кущении и поздним первым поливом — в начале стеблевания). К началу колошения влажность почвы для последних вариантов («поливных») снижена была до 40—50%, а в период полного колошения снова доведена до 80% и поддерживалась так до молочной спелости. От молочной спелости до полного созревания влажность почвы составляла 50%.

Исключительно сухой год, с чрезвычайно высокой температурой воздуха, суховеями и другими неблагоприятными факторами, не мог, как уже отмечалось, не отразиться особенным образом на ходе роста и развитии пшеницы. Вода (полив) в этих условиях для растения приобрела особое значение. Достаточное ее количество (60% от полной влагоемкости) для условий вегетационного опыта в ранний период ее развития (от всходов до кущения) позволило растениям нормально развиваться даже при напряженных температурных факторах. Временное понижение влажности в период кущения до 40% вызвало приостановку роста, слабое пожелтение листьев. Не доводя до завядания, спустя два дня после снижения влажности, одна серия с ранним первым поливом в кущении была полита до 80% от полной влагоемкости. Буквально через 1—2 дня растения этой серии стали неузнаваемы: пшеница быстро пошла в рост, листья позеленели, растения стали хорошо развиваться, и до конца опыта пшеница этой

серии была лучше остальных опытных. Пшеница другой серии была дольше (7 дней) выдержана с пониженной влажностью (40%), и у нее были все признаки завядания: сильное пожелтение и потеря тургора у листьев, подсыхание кончиков у нижних листочков и боковых побегов и пр. Полив, проведенный спустя 7 дней после снижения влажности в период начала стеблевания, уже не дал того эффекта, который получен в первой серии (первый полив в кущение). Пшеница поправлялась медленнее и в смысле роста, и в смысле изменения окраски листьев (в позеленении). В дальнейшем, хотя пшеница этой серии почти выравнялась с предыдущей серией (по росту), но благодаря частичной гибели боковых побегов была сравнительно изреженной, размер колосьев был меньше и урожай в итоге ниже. Что же касается контрольных растений, в которых пониженная влажность (40%) оставалась до конца созревания, то они резко отстали в росте: листья не только пожелтели, но и в значительной массе посохли, засохли и все боковые побеги, остался только главный. Образующиеся колосья были маленькими, длиной 4,5—5 см, зерно щуплое, с низким общим урожаем.

Таблица 1

Урожай зерна яровой пшеницы Hordeiforme 0189

Опыт	Урожай зерна на сосуд	
	в г	в %
Контроль	4.05	100
Полив кущение+колошение	28.3	700.0
Полив начало стеблевания+колошение	20.40	503.7

Как видно, и в вегетационных условиях получена в общем та же закономерность: задержка с первым поливом отражается неблагоприятно на развитии растений, и они в дальнейшем, даже при хорошем водоснабжении, не исправляются настолько, чтобы дать высокий урожай.

На основании вышесказанного нужно коренным образом пересмотреть вопрос, что́ лучше всего благоприятствует развитию растения (и урожая, конечно): постоянное бесперебойное (но не избыточное, конечно) снабжение водою в оптимально потребных количествах, различных для отдельных культур, или же прерывистое водоснабжение, с учетом биологических особенностей данного растения и всего комплекса почвенно-климатических условий. Разрешение этих двух основных положений заставляет в свою очередь пересмотреть вопрос об установлении оптимальной оросительной схемы на базе заранее твердо установленных предельных схем «наиболее эффективных» (2-поливных, 3-поливных и т. д.) в соответствии с «критическими» периодами у растений (в неправильном понимании), но без учета состояния и потребностей самого растения, состояния влажности почвы и наличия в ней питательных веществ, изменения метеорологических факторов по отдельным годам и пр.

Само собой разумеется, орошение не представляет изолированного и единственно положительного фактора для получения высоких урожаев. Рекордно высокие урожаи, помимо правильного орошения, могут быть получены лишь при одновременном обязательном применении удобрений (подкормка), на базе передовой агротехники, включая и вопросы плодородия почвы: севооборот, паровая обработка, своевременный ранний посев, борьба с сорняками и т. д.

Общие выводы

1. Недостаточное водоснабжение яровой пшеницы в течение периода вегетации и в особенности в ранние фазы — начало кущения или кущение — в условиях засушливого года очень неблагоприятно отзывается на интенсивности хода процессов роста, формообразования, энергии кущения, формирования зачаточного колоса и т. д. В результате всего этого резко снижается урожай.

2. Выдвинутое рядом авторов положение, что «закаливание» растений почвенной засухой в ранний период их развития (кущение) необходимо также и в орошаемых условиях, как стимулятор для повышения урожая, в широкой производственной практике не получило подтверждения.

3. Особенно опасно утверждение, говорящее о положительном влиянии «закаливания» растений почвенной засухой в засушливый год. Ориентация в связи с этим на более поздний первый полив (позже начала кущения) и ограничение числа поливов могут нанести существенный вред, так как это неизбежно связано с большим снижением урожая.

4. Управлять развитием и урожаем в связи с этим нужно не засухой, а прежде всего водой — поливами, рационально их используя так, чтобы растения бесперебойно снабжались водой в оптимально потребном для них количестве (но не избыточно, конечно), не испытывали бы заметного недостатка воды в течение периода вегетации и в особенности в ранний период — начала кущения. Нужно сочетать поливы: а) с состоянием и потребностью самого растения, не доводя его даже до небольшого страдания, и б) с параллельным учетом наличия влаги в корнеобитаемом слое почвы, не допуская снижения ее ниже 20%, или 7—8% доступной воды.

5. Заранее заданной, стандартной, «наиболее эффективной» схемы орошения (2-поливной, 3-поливной и т. д.) устанавливать поэтому нельзя. Будучи не действенны, такие оросительные схемы лишают возможности активно управлять развитием растения и в своем ограничении в сроках и количестве поливов заранее устанавливают «предел» получения урожая.

Число поливов, сроки и норма их могут по годам меняться, и лучше руководствоваться вышеприведенными положениями (п. 4).

6. Этим же и определяется относительность значения и установления для орошаемых условий так называемых «критических» периодов у пшениц. Значение их с точки зрения острой чувствительности к недостатку воды в определенные периоды развития важно, однако, в условиях применения перемежающегося увлажнения и, следовательно, экономии, вследствие недостатка поливной воды.

В этом случае сроки поливов можно рекомендовать следующие: первый полив проводить в начале кущения, второй полив — в стеблевание, третий полив — перед началом колошения и четвертый полив — перед началом налива зерна при нормах полива 35—50—70 см глубины промачивания почвы от 80% полной влагоемкости в зависимости от фактической влажности почвы.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР. Москва.

Поступило
15. XI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

1 Агротехника высоких урожаев, изд. ВАСХНИЛ, 1937.
2 Броунов И. И., Сельско-хоз. журнал, январь, 1897.
3 Васильев И. М., Тр. прикл. бот., т. 27, вып. I, 1929.
4 Васильев И. М., Журн. «Соц. зернов. хоз-во», ВИЗХ, I, 1—2, 1937.
5 Васильев И. М., Социалистич. растениеводство, сер. А, № 14, 1935.
6 Васильев И. М., Изв. АН СССР, 1934.
7 Вильямс В. Р., Общее земледелие, 1927.
8 Вольни Е., Fortschr. auf dem Gebiete der Physikagricultur, 1889.
9 Гельригель, Naturwissensch. Grundlagen des Ackerbaues, 1883.
10 Ген Е., Annales des Sciences naturelles. Septième série botanique, 20, 1895.
11 Гаррис Ф. С., Utah Agricult. College Exp. Sta. Bull., № 146, 1916.
12 Делиникайтис С. А., Орошаемое земледелие, 1935.
13 Зайцева А. А., Изв. АН СССР, Отдел. матем. и естест. наук, 1935.
14 Зайцева А. А., Изв. АН СССР, Отдел. матем. и естест. наук, сер. биологич., № 1, 1936.
15 Ильин В. С., Растение и засуха, Прага, 1925.
16 Ильин В. И., Журн. опытн. агрон. Юго-Востока, т. III, вып. I, 1927.
17 Кезер и Робертсон, Journ. Am ric. Soc. Agron., v. 19, № 2, 1921.
18 Киритеску Арва, Landw. Jahrb., Bd. 38, H. 3, 1923.
19 Кокина С. И., Изв. Главн. ботанич. сада, 24, вып. I, 1926.
20 Коломиец И. А., Тр. лаборат. биохимии и физиологии раст., АН СССР, т. I, 1934.
21 Коломиец И. А., ДАН, № 2, 1934.
22 Коломиец И. А., ДАН, № 5, 1934.
23 Коломиец И. А., ДАН, № 5—6, 1934.
24 Кондо И. Н., Тр. прикл. бот., т. 27, вып. 5, 1931.
25 Красносельская-Максимова Т. А., Тр. прикл. бот., т. 28, № 5, 1933.
26 Красносельская-Максимова Т. А., Тр. прикл. бот., т. 25, вып. 3, 1930—1931.
27 Кузьменко А. А. и Воробьев С. С., Биологические основы орошения полевых культур, изд. АН СССР, 1935.
28 Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1935.
29 Макаров и Гельфанд, Тр. Научно-исслед. хлопков. ин-та (НИХИ), в. 10/30, сер. 2, 1931.
30 Максимов Н. А., Журн. Русск. бот. о-ва, т. I, 1916.
31 Максимов Н. А., Тр. Петр. о-ва естествоиспыт., 53, 1923.
32 Максимов Н. А., Журн. опытн. агрон., 22, 1923.
33 Максимов Н. А., Тр. прикл. бот., 26, 1926.
34 Максимов Н. А., Тр. прикл. бот., 27, № 1, 1929.
35 Максимов Н. А., Тр. прикл. бот., 24, вып. 3, 1930—1931.
36 Максимов Н. А., Социалистич. зернов. хоз-во, I, 1935.
37 Молибога А. А., Тр. прикл. бот., т. 17, вып. 2, 1927.
38 Новиков В. А., Тр. Комиссии по ирригации АН СССР., вып. 3, 1934.
39 Отчет о деятельности Академии Наук СССР в 1934 г.
40 Петинов Н. С., Тр. лабор. физиол. и биохимии раст., т. I, 1934.
41 Петинов Н. С., ДАН, т. II, 16, 1934.
42 Петинов Н. С., ДАН, т. I, 1935.
43 Петинов Н. С., Тр. Комиссии по ирригации, вып. 6, 1936.
44 Петинов Н. С., Изв. АН СССР, серия биологич., № 1, 1936.
45 Прейль Ф., Journ. f. Landw., Bd. 56, 1908.
46 Прингсгейм Е., Jahrb. f. wissensch. Bot., 1906.
47 Прянишников Д. Н., Журн. опытн. агрон., т. I, 1900.
48 Равич Р. А., Вост. степ. обл. с.-х. отд. с.-х. метеорологии, № 31, изд. 1-е, Днепропетровск, 1927.
49 Рихтер А. А., Вестник АН СССР, № 1, 1935.
50 Сказкин Ф. Д. и Сикстель Д. А., Тр. прикл. бот., сер. III, вып. 5, 1933.
51 Сказкин Ф. Д. и Сикстель Д. А., Социалистич. растениеводство, № 7, 1933.
52 Сказкин Ф. Д., Социалистич. растениеводство, № 9, 1934.
53 Старов П. В., Журн. «Советский хлопок», № 3, 1937.
54 Торнау и Мейер, Journ. f. Landw., 79, 1931.
55 Туманов И. И., Тр. прикл. бот., т. 16, вып. 4, 1926.
56 Туманов И. И., Тр. прикл. бот., т. 27, № 1, 1929.
57 Удольская Н. Л., ДАН, № 1, 1934.
58 Удольская Н. Л., Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы, Омск, 1936.
59 Учеваткин Ф. И., Журн. «Советский хлопок», № 4, 1936.
60 Фрей Л., Тр. Петр. о-ва естествоиспыт., Отд. бот., № 53, 1923.

N. S. PETINOV. ON THE HARMFUL THEORY OF «HARDENING» AND THE SIGNIFICANCE OF CRITICAL PERIODS OF PLANTS UNDER THE CONDITIONS OF IRRIGABLE AGRICULTURE

SUMMARY

1. Deficiency in water supply for the summer wheat during the vegetation, and especially in the early stages — i. e. either in the beginning of the tillering or in the tillering under the conditions of a drought-year results in a decrease in the growth intensity, form-genesis, tillering energy and embryonal spike formation etc. The consequence is a marked reduction of the yield.

2. Some authors consider that «hardening» of plants, by means of soil drought, in the early stages of development (top growth) is necessary also in irrigable conditions as stimulating an increase of the yield. This view has not been confirmed by the agricultural practice.

3. Especially dangerous is the opinion that the „hardening" of plants by soil drought produces a positive effect in a drought-year. It is an essentially harmful idea that the first irrigation should take place later (after the beginning of the tillering) and that the number of irrigations should be limited as this reduces the yield badly and unavoidably.

4. As a consequence one has to govern the development and the yield not by means of drought but first and foremost by water, by irrigations. These should be used of rationally, so that the plants would be provided with water uninterruptedly in optimally needed quantities (but certainly not surabundantly), would not suffer from any marked shortage of water during the period of vegetation and especially in the early stage — the stage of tillering. The irrigations have to be coordinated: a) with the condition and needs of the plant itself, so as to keep it from any hardship, and b) with a simultaneous discounting of the quantity of water in the layer of soil tapped by the plant-roots. This quantity must not be allowed to fall below 20% or 7—8% of accessible water.

5. Therefore, it is impossible to determine a standard „most effective" scheme of watering (two or more irrigations etc.). Such schemes being inefficient do not allow to govern actively the development of plants and by limiting the number and periods of watering they limit the „highest point" of the yield beforehand. The number, terms and norms of watering may change from year to year; therefore, it is better to follow the rules given in § 4.

6. The so — called „critical" periods of wheats are only of relatively small significance under the conditions of irrigable agriculture. They are of great significance yet under the conditions of intermittent watering for economy of water. In that case the following periods of watering are recommended: the first watering — before the beginning of the tillering, the second — in the jointing stage; the third — before the heading and the fourth — before the filling. As to the norms of watering we recommend 35—50—70 cm depth and up to 80% of moisture-holding capacity, in dependence on the soil condition. The norms and periods of watering may be changed with the actual meteorological conditions.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Е. И. РАТНЕР

О ДОСТУПНОСТИ РАСТЕНИЯМ ОБМЕННЫХ КАТИОНОВ (В СВЯЗИ С ЗАДАЧАМИ ХИМИЧЕСКОЙ МЕЛИОРАЦИИ ПОЧВ)[1]

(*Представлено академиком* Д. Н. Прянишниковым)

Автор приводит ряд экспериментальных данных, иллюстрирующих исключительное значение для режима питания растений кальцием, а отчасти и калием, состава других обменных катионов, сопутствующих кальцию в почвенном поглощающем комплексе. Эти данные показывают, что для ряда почв, в особенности почв солонцового типа, неблагоприятный режим кальциевого питания растений может явиться одним из ведущих факторов, определяющих успешность с.-х. культуры на этих почвах. Особенности отдельных с.-х. культур в этом отношении определяются относительной ролью кальция в метаболизме этих растений, что иллюстрируется автором рядом экспериментальных данных.

Совокупность приведенных в работе данных дает научное обоснование для правильного подхода к решению вопросов химической мелиорации почв.

Вопрос о способности растений усваивать пищу непосредственно из твердой фазы почвы был поставлен еще на заре возникновения учения о минеральном питании растений. Никто иной, как Юстус Либих ([12]) с совершенной определенностью подчеркнул значение твердой фазы почвы в питании растений, утверждая, что большинство растений берет минеральные вещества не из почвенного раствора, а непосредственно из твердой фазы почвы, благодаря активной деятельности корней.

Вызванный этим положением Либиха спор, начатый еще в середине прошлого столетия[2], нельзя считать разрешенным и до сих пор. Нельзя не согласиться с мнением А. Ф. Тюлина ([23]), что спор этот в значительной мере является отвлеченным, так как в процессе питания растений «нельзя себе представить ни сухого корневого волоска, ни сухого почвенного коллоида. Оба имеют в деятельном состоянии водные пленки той или иной мощности».

Развиваемые в физиологии растений в последние годы представления ([11, 21]) об исключительном значении обменных реакций между коллоидами растительной клетки и внешней средой для поступления питательных веществ в растение позволяют нам с большей четкостью представить процесс поступления минеральных веществ

---

[1] Работа начата в Научном институте по удобрениям и инсектофунгисидам и закончена в Институте новых лубяных культур.

[2] Достаточно полный обзор старых работ по этому вопросу можно найти в статье A. Gehring'a в Handbuch der Bodenlehre ([4]).

из твердой фазы почвы в растение, как результат весьма интимного контакта между коллоидами корневой клетки и коллоидами почвы.

Экспериментальное доказательство способности растений усваивать поглощенные основания почвы дано было еще полвека назад работами японских исследователей, опубликованными O. Kellner'ом (50).

Опыты эти, однако, недостаточно убедительны, так как авторы их удобряли почву азотнокислым аммонием, что позволяет объяснить использование растениями обменных катионов почвы, как результат вытеснения их в раствор катионом этой соли. Позднейшие опыты ряда других исследователей [A. Nostiz (52), Joffe и Mc Lean (47), S. Dojmi di Delupis (36), а в особенности Jenny и Cowan (46)] с достаточной убедительностью показали способность растения усваивать поглощенные питательные ионы и в отсутствие внесенных извне агентов, способных вытеснять эти ионы в раствор. При этом в последних двух работах (35, 41) было показано, что извлечение растением поглощенных катионов из почвы идет путем замещения этих катионов другими ионами, выделяемыми растениями, в основном ионом водорода. Следует в связи с этим отметить, что физиологами S. C. Brooks и G. E. Briggs была предложена гипотеза, согласно которой поглощение растениями анионов и катионов из окружающего раствора идет за счет обмена этих ионов с ионами H и HCO'_3, постоянно образуемых клеткой в результате дыхания и постоянно подтекающих к наружной поверхностной пленке протоплазмы, становясь ее временными компонентами, способными к обмену [1].

Физиологическая десорбция растением обменных катионов из почвы идет с затратой энергетического материала; так, по данным S. D. di Delupis (36), потребление энергетического материала растениями за 50 дней опыта составляло для пшеницы 4% и для люцерны 10% от общей продукции сухого вещества.

Таким образом приведенные опытные данные последнего времени позволяют утверждать, что растения способны к непосредственному использованию обменных ионов почвы, то ли в результате непосредственного обмена ионами между почвенными коллоидами и коллоидами корневых клеток, то ли в результате воздействия на обменные катионы почвы выделяемой корнями растений угольной и других кислот (эту последнюю возможность следует также иметь в виду при рассмотрении механизма усвоения растениями обменных ионов почвы).

Из всех обменных катионов почвы наибольшее значение как источник питания для растений имеет обменный кальций. Опытами К. К. Гедройца (5) было показано, что полное насыщение черноземной почвы кальцием, т. е. удаление из нее всего обменного калия и магния, не служило препятствием к получению на этой почве нормального урожая. Мало того, на этой почве овес, горчица и гречиха столь же мало реагировали на внесение калийного удобрения, как и на исходной почве. Другими словами, растения в этих опытах могли использовать из твердой фазы почвы какой-то другой, необменный калий, а также и магний. Это положение Гедройца было позднее в отношении калия более подробно развито в весьма интересных работах Hogland и Martin (41, 42), а также в работах P. Schachtschabel (55) и других авторов.

[1] Цитируем по Сабинину и Колосову (21).

Совершенно иначе обстоит дело в отношении кальция. В той же работе Гедройца было показано, что полная замена обменного кальция в почве одним из следующих катионов NH_4, Na, K, Mg, Ba, Mn, Co, Ni, Cu, H, Cd, Al, Fe··· и Fe··— вызывает гибель растений или ничтожное их развитие. Только лишь один стронций при полном насыщении им почвы способен был обеспечить урожай, близкий к урожаю на исходной почве или на почве, насыщенной кальцием, что дало Гедройцу повод допустить, что стронций способен в известной степени заменить Ca в метаболизме растений [1].

Об исключительной роли обменного кальция почвы в снабжении растений этим элементом питания можно судить и на основании изучения содержания этого элемента в различных механических фракциях почвы. Так, исследованиями Роде ([19]) на почвах подзолистого типа было показано, что наиболее важная для процессов питания растений часть почвы, ее высокодисперсная коллоидная часть, содержит весь свой кальций в обменной форме; необменного кальция эта часть почвы не содержит. Наоборот, содержание необменного магния и калия в ней весьма высоко и превосходит даже содержание этих элементов в более грубодисперсных частях почвы. Точно так же Kelley, Dore и Brown ([49]) при длительном и чрезвычайно тонком измельчении некоторых высокодисперсных глинных минералов и выделенных из почвы коллоидов обнаружили, что содержание обменного кальция во взятых ими объектах не изменилось в результате их измельчения, т. е. в результате обнажения внутренних поверхностей этих объектов, содержание же обменных калия и магния увеличилось во много раз. Таким образом приведенные работы заставляют признать, что основным источником, удовлетворяющим потребность растений в кальции, как элементе питания является обменный кальций почвы [2].

Исследования последнего времени дали новые подходы для правильного решения вопроса об условиях, влияющих на использование растениями обменных катионов почвы.

Эти исследования показали, что подвижность обменных катионов, а следовательно, в значительной мере и их доступность для растений, обусловливается рядом химических и физико-химических

---

[1] Следует отметить, что в работе Иоффе ([10]) указанное положение Гедройца о неспособности растений произрастать на почве, полностью насыщенной каким-нибудь другим катионом, кроме кальция и стронция, ставится под сомнение, так как в его опытах гречиха росла и на почве, «насыщенной» магнием, водородом или калием, и гибла лишь на почве, насыщенной аммонием. Однако из приведенных автором аналитических данных видно, что насыщение почвы указанными катионами было неполным; в частности, в почве, «насыщенной» водородом, оставалось около 24% от емкости обмена замещенным кальцием, в почве, «насыщенной» магнием, — около 15% замещенным кальцием и в почве, «насыщенной» аммонием, — около 12—13% замещенным кальцием и около 5% магнием и отчасти калием (для почвы, «насыщенной» калием, данных не приводится).

Кроме того в почвах, «насыщенных» кальцием, магнием и аммонием так же как и в исходной почве, значительная часть емкости обмена оставалась ненасыщенной основаниями.

Как будет видно из приведенных в настоящей работе данных, указанным обстоятельствам и обязано расхождение между опытами Гедройца и опытами Иоффе. В частности из этих данных будет видно, почему в опытах Иоффе тех небольших количеств обменного кальция, которые оставались в почве невытесненными, хватало для обеспечения роста растений на почвах, «насыщенных» магнием и водородом, и нехватало на почве, «насыщенной» аммонием.

[2] Само собой понятно, что в почвах, содержащих $CaCO_3$ или другие соли кальция, скажем, гипс, последние могут также служить источником кальция для растений.

факторов, связанных с природой адсорбента, природой самых обменных катионов (их гидратацией, способностью вступать в реакцию с поверхностными ионами адсорбента и т. д.) и степенью насыщенности адсорбента этими катионами. Не ставя своей задачей подробного рассмотрения этих исследований, так как это сделано было недавно в интересных работах Ярусова ([30, 31]), отметим здесь лишь некоторые работы, проведенные с участием растения и имеющие более близкое отношение к трактуемой нами теме. Так, опытами Jenny и Cowan ([46]), позднее подтвержденными опытами G. Horner ([43]), было убедительно показано, что доступность растениям обменного кальция в сильной мере зависит от степени насыщенности им адсорбента. Исходя из этих данных, указанные авторы пришли к выводу, что неудовлетворительный рост растений на почвах, слабо насыщенных основаниями, может быть обязан не только, а в ряде случаев и не столько вредному действию кислотности почвы, сколько недостатку кальция для питания растений.

Работами A. Gehring ([38, 39]) подчеркнуто было значение степени насыщенности почвы калием для обеспечения растений этим элементом питания.

Указанное положение — зависимость доступности обменного иона для растений от степени насыщения адсорбента этим ионом — было в работе Штатнова и Одинцовой ([29]) подтверждено также и для случая использования растениями поглощенного аниона (фосфат-иона), что дало основание Тюлину ([23]) сформулировать более общее положение о существовании критических зон насыщенности почвы питательными ионами, критических — с точки зрения доступности этих ионов для растений.

Наши исследования физиологического значения солонцеватости почвы, начатые еще в 1930 г., привели нас к выводу ([16, 17]), что общепринятые представления о роли щелочности и соды, как основных факторов, определяющих страдания растений на почвах, обогащенных обменным натрием, являются односторонними, во всяком случае в применении к бескарбонатным солонцам. Нам казалось возможным, в согласии с Kelley ([48]), одну из основных причин страданий растений на бескарбонатных почвах, в сильной степени обогащенных обменным натрием, усматривать в кальциевом голодании растений [1]. Иначе говоря, мы в отношении почв солонцового типа пришли к тем же выводам, к которым пришли Jenny и Cowan ([46]), G. Horner ([43]) и др. в отношении почв, ненасыщенных основаниями. Мало того, учитывая высокую степень гидратации обменного натрия, его более легкую по сравнению с другими обменными катионами диссоциируемость почвенными частичками, нам казалось возможным допустить ([16, 17]), что подавление подвижности обменного кальция в почве и, следовательно, подавление доступности его для растений должно быть в случае обменного натрия как «спутника» обменного кальция выражено значительно сильнее, чем в тех случаях, когда кальцию сопутствуют в почвенном поглощающем комплексе другие обменные катионы, обладающие меньшей степенью

[1] Этим, конечно, мы не имеем в виду для содовых солонцов, отличающихся весьма высоким pH и значительным накоплением соды, отвергнуть значение и этих факторов для роста растений.

В полевых условиях исключительное значение для успешности сельскохозяйственной культуры на солонцах и солонцеватых почвах имеют также резко-неблагоприятные физические свойства этих почв, проявляющиеся уже при содержании в почве относительно небольших количеств обменного натрия ([16, 17]).

гидратации и большей прочностью связи с поглощающим комплексом почвы (скажем, магний или водород). Иначе говоря, критические зоны насыщенности почвы кальцием (по терминологии Тюлина) должны существенным образом сдвигаться в зависимости от природы того или тех обменных катионов, которые сопутствуют кальцию в почвенном поглощающем комплексе.

В недавно опубликованной работе Ярусова (44) (Jarusow) это положение нашло полное свое подтверждение при изучении подвижности обменного кальция в образцах черноземной почвы, в которой были искусственно созданы разные отношения между обменным кальцием и другими обменными катионами. Так, в опытах этого исследователя, в случае образца, содержащего среди обменных катионов

при 50% Ca + 50% H вытеснено было при однократ. обработке раствором NH_4Cl 60% всего обменного Ca
при 50% Ca + 50% Mg » » » » 36%
при 50% Ca + 50% Na » » » » 19%

Это положение нашло себе подтверждение и в опытах Horner (43) по изучению доступности проросткам сои обменного кальция из образцов коллоидной глины с разным составом обменных катионов [1]; из образцов, содержащих наряду с обменным кальцием обменный калий (40% от емкости обмена глины), доступность кальция проросткам была заметно ниже, чем из образцов глины, содержащих эквивалентные калию количества обменного магния или водорода.

Излагаемые ниже исследования, начатые нами в 1934 г., ставили своей задачей осветить, в развитие выдвинутых нами в прежних работах положений, вопрос о доступности растениям обменных катионов почвы в зависимости от состава других обменных катионов, насыщающих почвенный поглощающий комплекс, и о возможном значении этого фактора при решении вопросов мелиорации и удобрения почв под различные сельскохозяйственные культуры.

Экспериментальная часть

Большинство излагаемых ниже опытов проведено было с обыкновенным черноземом Каменно-Степной опытной станции, в котором желаемый состав обменных катионов создавался искусственно. Последнее достигалось обработкой почвы, предварительно лишенной обменных катионов при помощи 0.05 н HCl, разведенными растворами $Ca(HO)_2$, NaOH и KOH. Магний вносился в виде твердого $MgCO_3$, ввиду ничтожной растворимости его гидроокиси.

Во всех случаях почва обрабатывалась вначале раствором $Ca(OH)_2$, а затем уже, после выпаривания избытка жидкости при 40—45°, в почву вводились остальные катионы.

Емкость обмена исходной почвы равна была 52 м.-экв. на 100 г почвы. Так как в одной из наших работ (15) было показано, что обработка почвы 0.05 н HCl не снижает ее емкости поглощения, мы исходили из указанной величины емкости обмена при создании в почве желаемого состава обменных катионов. В тех случаях, когда обменному кальцию должен был сопутствовать водород, почва

[1] Работа Horner появилась у нас после того, как настоящая работа была уже подготовлена к печати.

обрабатывалась лишь соответствующим количеством $Ca(OH)_2$, остальное оставалось замещенным водородом, введенным при первоначальной обработке почвы 0.05 н HCl.

С приготовленными таким образом образцами почвы была проведена серия опытов по методу проростков в почвенно-песчаных культурах с яровой пшеницей Лютесценс 062. В большинстве случаев, кроме оговоренных особо, бралось 50 г почвы и 500—800 г промытого кислотой и дестиллированной водой кварцевого песка. Семена, предварительно пророщенные, высаживались в количестве 100 шт. на сосуд. Никаких удобрений не вносилось, дабы избегнуть вытеснения обменных катионов в раствор и нарушения заданного состава обменных катионов в почве.

Проростки (надземная масса и корни) убирались в возрасте 16—18 дней (со дня посева), высушивались, взвешивались и подвергались анализу на содержание в них интересующих нас катионов.

Влияние состава обменных катионов в почве на доступность растениям обменного кальция

Первый опыт проведен был с образцами почвы, имевшими следующий состав обменных катионов: 1) 100% Ca; 2) 60% Ca + 40% Mg; 3) 60% Ca + 40% K; 4) 60% Ca + 40% Na и 5) 60% Ca + 40% H. Контролем служили сосуды с одним песком (без почвы). Результаты опыта (вес проростков и содержание в них кальция в среднем из двух параллельных) приводятся в табл. 1.

Таблица 1

Влияние состава обменных катионов в почве на доступность проросткам пшеницы обменного кальция

Состав обменных катионов в почве	Воздушно-сухой вес проростков (надземная масса+корни), в г	Содержание Ca, в мг	
		всего	превышение над контролем
100% Ca	1.80	9.68	4.46
60% Ca+40% H . . .	1.75	8.59	3.37
60% Ca+40% Mg . . .	1.75	8.08	2.86
60% Ca+40% K . . .	1.87	6.40	1.18
60% Ca+40% Na . . .	1.65	5.21	—0.01
Контроль (песок без почвы)	1.70	5.22	—

Из таблицы видно, что при близких урожаях воздушно-сухой массы проростки резко отличались по содержанию в них кальция и по количеству его, усвоенного из почвы.

Если расположить на основании этого опыта изученные нами обменные катионы в ряд по возрастающему влиянию их на подавление доступности проросткам пшеницы обменного кальция почвы, мы получим ряд H<Mg<K<Na, т. е. хорошо знакомый нам в отношении многих других свойств гофмейстерский, или лиотропный, ряд. В этом же ряду возрастает и степень гидратации ионов, которая, как нами было высказано ранее ([16, 17]), должна иметь решающее влияние на степень подавления данным катионом подвижности и доступности растениям обменного кальция почвы. Уяснение механизма этого влияния вытекает из вполне осознанного за последние годы представления о неравноценности мест на поверхности коллоидной мицеллы в смысле прочности связи отдельных фракций обменных катионов с этой мицеллой.

Те фракции обменных катионов, которые ближе расположены к поверхности мицеллы, удерживаются электростатическими силами последней в большей степени, чем фракции катионов более от нее удаленные (как известно, электростатические силы притяжения изменяются обратно пропорционально квадрату расстояния). Вследствие этого последние обладают большей подвижностью и большей доступностью для растений, чем первые.

В нашем случае, при сочетании обменного кальция с обменным натрием, внешние слои «роя ионов» будут заняты преимущественно натрием, как катионом более гидратированным и с большим гидродинамическим радиусом, чем кальций. Последний же, как катион с меньшим радиусом, будет в этом случае проникать в слои ионов, ближе примыкающие к поверхности мицеллы и прочнее ею удерживаемые. Иное будет наблюдаться при сочетании кальция с водородом или магнием. Эти ионы, более близко стоящие к кальцию по степени гидратации, чем ион натрия[1], и обладающие значительно меньшими гидродинамическими радиусами, чем последний, будут в меньшей мере подавлять оккупацию кальцием внешних слоев «роя ионов» и, следовательно, в меньшей мере подавлять его подвижность и доступность для растений. Интересно в связи с этим отметить, что в упоминавшихся уже нами опытах G. Horner ([43]) было показано, что при замещении до 60% обменного кальция в коллоидной глине метиленовой синькой, которая, по данным Mattson, особенно прочно удерживается адсорбирующей поверхностью, обменный кальций усваивался растениями в такой же мере, как и из образцов глины, полностью насыщенных кальцием, между тем как другие катионы, замещавшие кальций, сильно подавляли его доступность для растений (по сравнению с доступностью его из образца, полностью насыщенного кальцием).

Возвращаясь к данным табл. 1, отметим то обстоятельство, что в случае замещения в почве 40% от ее емкости обмена на натрий, подавление подвижности обменного кальция выражено настолько силь-

[1] По данным Vageler и Alten ([57]), гидратация отдельных обменных катионов, в среднем из ряда исследований, определяется следующими величинами на 1 м.-экв. катионов:

H — 8	миллимолей	воды	= 0.144 см³
Na — 70	»	»	= 1.260
K — 14	»	»	= 0.252
Mg/2 — 10	»	»	= 0.180
Ca/2 — 5	»	»	= 0.090

но, что проростки не в состоянии были усвоить из почвы ни малейшего количества кальция [1].

Чтобы выяснить возможность использования проростками обменного кальция почвы при меньшей степени замещения его натрием и, с другой стороны, проследить за балансом кальция в проростках при еще больших степенях замещения кальция на натрий и водород, следующий опыт проведен был с образцами почвы, имевшими следующий состав обменных катионов: 1) 100% Ca; 2) 50% Ca + 50% H; 3) 50% Ca + 50% Na; 4) 80% Ca + 20% Na. Результаты этого опыта приведены в табл. 2.

Таблица 2

Влияние степени насыщения почвы обменным натрием на доступность проросткам обменного кальция

Состав обменных катионов в почве	Воздушно-сухой вес проростков (надземная масса + корни), в г	Содержание Ca, в мг	
		всего	превышение над контролем
100% Ca	2.29	10.20	+5.12
50% Ca + 50% H . . .	2.19	7.56	+2.48
50% Ca + 50% Na . . .	2.15	4.67	—0.41
80% Ca + 20% Na . . .	2.20	7.27	+2.21
Контроль (песок без почвы)	1.91	5.08	—

Из таблицы видно, что: 1) при насыщенности почвы на 50% кальцием, но в сочетании с водородом как спутником кальция в почвенном поглощающем комплексе, проростки в состоянии были усвоить из почвы даже несколько больше кальция, чем из почвы, насыщенной на 80% кальцием, но в сочетании с натрием как спутником кальция; между тем в последнем случае не только насыщенность почвы кальцием была выше, но и общее количество кальция, содержавшееся во взятых для опыта 50 г почвы, было вследствие этого также значительно выше (соответственно 20.8 и 15.6 м.-экв.) и 2) при насыщенности почвы на 50% Ca и на 50% Na отмечается тенденция к переходу кальция из проростков в почву [2].

Следующий опыт был проведен при еще больших степенях замещения кальция в почве другими обменными катионами; взятые образ-

[1] Следует отметить, что произведенный после окончания опытов с проростками анализ семян применявшейся нами пшеницы на содержание в них кальция обнаружил в них, в среднем из 4 параллельных, 4.03 мг Ca на 100 зерен. Таким образом контрольные проростки, выращенные в чистом песке, содержали несколько больше кальция, чем его содержалось в исходных семенах (повидимому, песок, применявшийся для опытов, содержал еще следы неотмытого кальция). Если поэтому в качестве контроля взять содержание кальция не в контрольных проростках, а в исходных семенах, то мы и для варианта Ca+Na получим некоторое, хотя и незначительное, поглощение кальция из почвы (1.18 мг).

[2] Если же в качестве контроля взять содержание Ca в семенах (4.03 г), то в этом случае получим поглощение проростками из почвы 0.64 мг кальция.

цы почвы имели следующий состав обменных катионов: 1) 100% Ca; 2) 40% Ca + 60% H; 3) 40% Ca + 60% Mg и 4) 40% Ca + 60% Na. В этом опыте было принято большее число повторностей (четырехкратная повторность вместо двукратной в предыдущих опытах); результаты его приведены в табл. 3 (среднее из четырех, весьма близко совпадающих, параллельных).

Таблица 3

Состав обменных катионов в почве	Воздушно-сухой вес проростков (надземная масса + корни), в г	Содержание Ca, в мг	
		всего	превышение над контролем
100% Ca	2.82	17.99	12.96
40% Ca + 60% H . . .	2.80	11.15	6.12
40% Ca + 60% Mg . .	2.79	7.83	2.80
40% Ca + 60% Na . . .	2.34	4.36	—0.67
Контроль (песок без почвы)	2.48	5.03	—

Как видно из табл. 3, в этом опыте приведенный ряд H<Mg<Na выявился с еще большей четкостью, чем в опытах, описанных выше; при этом для варианта Ca + Na вновь повторилась отмеченная выше картина — содержание Ca в проростках, выращенных по этому варианту, меньше, чем содержание его в проростках, выращенных в промытом песке [1].

Остановимся несколько на результатах этого опыта в отношении варианта Ca + Mg. Из табл. 3 видно, что замещение в почве 60% ее емкости обмена магнием еще не устраняло способности проростков усваивать из почвы кальций (последующий опыт с образцами почвы, насыщенными на 70% Mg и только на 30% Ca, показал, что и в этом случае проростки все еще в состоянии были, хотя и в слабой степени, усваивать обменный Ca почвы). Если сопоставить это с данными по варианту Ca + Na, то разница в отношении воздействия этих двух катионов на доступность растениям обменного кальция становится достаточно ясной. В связи с этим следует отметить, что подчеркиваемая в последние годы рядом авторов ([24, 25, 37, 51, 56]) роль обменного магния в явлениях солонцеватости почвы не может быть в отношении физиологического эффекта солонцеватости почвы столь же значительной, как роль обменного натрия. Однако, суммируясь с действием обменного натрия и вызывая общее снижение насыщенности почвы кальцием, обменный магний, накапливаемый часто в солонцах в весьма значительных относительных количествах, особенно в солонцовых горизонтах, должен также сыграть известную роль в определении «токсических» свойств солонца.

В качестве такого примера крайне выраженного обеднения солонцового горизонта обменным кальцием за счет замещения его натрием

[1] Если же в качестве контроля взять содержание кальция в семенах (4.03 мг), то обнаружим поглощение из почвы некоторого, совершенно ничтожного, количества кальция (0.33 мг).

и магнием, приведем заимствованные из работы Антипова-Каратаева и Рабинерсона (1) аналитические данные, характеризующие состав обменных катионов в гор. А и гор. B_1 исследованного этими авторами корково-столбчатого солонца из каштановой зоны с плато Ергеней:

	Емкость обмена в м.-экв.	Состав обменных катионов в % от емкости			pH в H_2O
		Ca	Mg	Na	
Гор. А (0—5 см)	16.56	51.1	32.6	16.3	6.92
Гор. B_1 (7—15 см)	29.67	6.8	67.5	25.7	8.35

Как видно из этих данных, в гор. B_1 93.2% от емкости обмена почвы замещено магнием и натрием, что в свете изложенных нами выше опытов не может остаться без влияния на определение «токсичности» этого субстрата для растений, особенно учитывая ничтожную мощность более насыщенного кальцием гор. А.

Дальнейшие опыты с проростками были направлены на выяснение вопроса, возможна ли компенсация низкой относительной доступности проросткам обменного кальция при сильной степени замещения его другими катионами, увеличением количества почвы, а следовательно, и общего количества обменного кальция, предоставляемого проросткам. Выяснение этого вопроса казалось нам совершенно необходимым для суждения о том, насколько отмеченные нами явления могут иметь значение для растений и в полевых условиях.

В описанных до сих пор опытах сравнивалась доступность растениям обменного кальция из 50 г почвы, емкость обмена которой полностью насыщена была этим катионом, с доступностью его из такого же количества почвы, в которой кальций в той или иной степени замещался другими катионами. Таким образом количество обменного кальция, предоставленного проросткам, было разным в образцах почвы, полностью насыщенных кальцием, и в образцах, лишь частично им насыщенных. В излагаемом ниже опыте, проведенном с образцами почвы, насыщенной на 100% Ca, на 20% Ca + 80% H и на 40% Ca + 60% Na, помимо вариантов, содержавших одинаковое количество почвы (50 г) и разные количества кальция, взяты были также варианты, в которых путем соответствующего увеличения навески почвы количество обменного кальция, предоставленного проросткам, уравнивалось по содержанию его в варианте с полным насыщением кальция (26 м.-экв.). Для этого потребовалось, вместо 50 г почвы, взять 125 г в случае варианта 40% Ca + 60% Na и 250 г — в случае варианта 20% Ca + 80% H. Результаты этого опыта приводятся в табл. 4.

Из табл. 4 видно, что: 1) даже при насыщенности почвы кальцием лишь на 20%, но в присутствии водорода, как «спутника» обменного кальция, доступность последнего проросткам пшеницы выражена еще достаточно рельефно, между тем как замещение 60% емкости обмена почвы натрием ведет, как уже отмечалось, к десорбции почвой кальция из проростков[1] и 2) увеличение навески почвы, а вместе с

[1] В этой серии десорбция кальция почвой из проростков обнаруживается при сопоставлении содержания Ca в проростках по вариантам 40% Ca + 60% Na с содержанием его не только в контрольных проростках, но и в исходных семенах. Таким образом в этой серии можно с большей определенностью говорить о тенденции к «ограблению» почвой проростков в отношении кальция. Следует в связи с этим отметить, что в наших ранее опубликованных опытах гибель пшеницы на черноземной почве отмечалась как раз при замещении натрием 60—70% от ее емкости обмена.

Таблица 4

Доступность проросткам пшеницы обменного кальция из образцов почвы, частично насыщенных им, при увеличивающейся навеске почвы

Состав обменных катионов в почве	Количество почвы, в г	Воздушно-сухой вес проростков, в г	Содержание Ca, в мг	
			всего	превышение над контролем
100% Ca	50	2.40	15.80	11.42
20% Ca+80% H . . .	50	2.40	5.75	1.37
20% Ca+80% H . . .	250	2.69	6.65	2.27
40% Ca+60% Na . . .	50	2.25	3.76	—0.62
40% Ca+60% Na . . .	125	2.12	3.53	—0.85
Контроль (песок без почвы)	—	2.17	4.38	—

этим и общего количества обменного кальция, предоставляемого проросткам, имело различный эффект в вариантах Ca + H и Ca + Na.

В первом случае увеличение общего количества обменного кальция, благодаря увеличению навески почвы, привело к повышению количества кальция, усвоенного проростками; во втором же случае количество кальция, усвоенного проростками, не только не увеличилось, но даже претерпело еще большую депрессию. Последнее обстоятельство служит наиболее убедительным доказательством того, что в условиях высокой степени насыщенности коллоидного комплекса почвы натрием «кальциевый режим» растений и связанное с ним течение ряда физиологических процессов в растении складываются особенно неблагоприятно и что это обстоятельство может проявиться и в полевых условиях, где количество почвы, предоставляемое одному растению, во много раз превосходит количества, применявшиеся в наших опытах.

Что же касается результатов опыта по варианту Ca + H, то они, казалось бы, дают нам основание отвергнуть утверждение Jenny и Cowan, Horner и др. об исключительном значении недостатка кальция для растений как фактора, обусловливающего неудовлетворительный их рост на почвах, ненасыщенных основаниями; подобный вывод мог бы вытекать из того обстоятельства, что увеличение количества почвы, осваиваемого растением, имеющее место при переходе от условий небольшого сосуда к условиям поля, ведет в случае варианта Ca + H, даже при весьма слабой насыщенности почвы кальцием, к увеличению общего количества кальция, доступного растениям. Однако наблюдения над развитием корневых систем проростков в описанных выше опытах на почвах, в слабой степени насыщенных кальцием, заставляют нас воздержаться от такого заключения.

Еще работами Домонтовича ([8]) было установлено в опытах с изолированным питанием, что исключение кальция из питательной смеси в одном из сосудов (внутреннем или внешнем) ведет к очень

слабому и уродливому развитию той пряди корней, которая в этом сосуде находится, хотя бы другая прядь корней снабжалась кальцием в достаточной мере. В то время как снабженная кальцием прядь корней полностью использовала весь объем сосуда, заполнив его корневой массой, прядь корней, лишенная кальция, вследствие слабого своего развития, использовала объем сосуда лишь в ничтожной степени. В наших приведенных выше опытах слабая степень насыщенности почвы кальцием также приводила к ослаблению развития корневой системы проростков и притом тем большему, чем слабее была обеспеченность проростков доступным им кальцием.

Приведем для примера в табл. 5 результаты учета надземной и подземной массы проростков в описанном выше опыте.

Таблица 5

Влияние частичного замещения обменного кальция в почве другими катионами на развитие корневой системы проростков пшеницы

Состав обменных катионов почвы	Количество почвы, в г	Надземная масса проростков		Корни	
		в г	в %	в г	в %
100% Ca	50	1.42	100	0.99	100
80% Ca+20% H	250	1.88	134	0.81	82
40% Ca+60% Na	125	1.43	101	0.69	70

Как видно из табл. 5, слабая насыщенность почвы кальцием, не отразившись на урожае надземной массы проростков[1], заметным образом сказалась на развитии корней и притом так же, как и в отношении доступности обменного кальция, в случае варианта Ca + Na в большей степени, чем в случае варианта Ca + H.

Таким образом можно ожидать, что на почвах, слабо насыщенных основаниями, низкая доступность обменного кальция растениям может и не быть в достаточной мере компенсирована увеличением объема почвы, осваиваемого корнями растений, так как в этих условиях, вследствие слабого развития корневой системы, способность последней к освоению почвенной массы понижена.

В связи с данными табл. 5 по варианту Ca + Na следует отметить, что констатированное рядом авторов слабое развитие корней растений, в частности пшеницы, в уплотненном горизонте солонцов может быть обязано не только физическим и физико-химическим свойствам этого горизонта, как это обычно указывается, но и резко выраженному неблагоприятному «кальциевому режиму» для растений в этом горизонте (как известно, уплотненный горизонт солонцов наиболее обеднен обменным кальцием, за счет замещения его натрием и магнием).

Подводя итоги изложенным опытам с проростками, можно сказать, что они с достаточной убедительностью иллюстрируют то положение, что проблема химической мелиорации почв, особенно солон-

[1] В позднейшие стадии развития растений это, конечно, находит отражение и на развитии надземной массы, вплоть до полной гибели растений.

цов, связана не только, а зачастую и не столько с задачей создания благоприятной для растений реакции почвы или устранения вредных для растений соединений (например, соды в солонцах, алюминия в кислых почвах и т. д.), но и с задачей обеспечения растений, особенно в молодом возрасте, доступным им кальцием, а в связи с этим и урегулированием отношения между кальцием и другими катионами, поступающими в растение (то, что названо было Osterhaut'ом «физиологической уравновешенностью» раствора и что можно, повидимому, применить и для случая поступления катионов непосредственно из твердой фазы почвы).

В наших ранее опубликованных работах ([15, 17]) было показано, что для ряда зерновых культур (пшеницы, овса, ячменя) вредное влияние обменного натрия в черноземной почве начинает сказываться на урожае (в условиях искусственного эксперимента в небольших сосудах, где вредное влияние неблагоприятных физических свойств почвы не может проявиться) лишь при значительном замещении натрием емкости обмена почвы — около 40%, а полная гибель растений наступает при замещении им 60—70% от суммы Ca + Na. Это подтвердилось в дальнейшем и в опыте с просом на той же почве, как это видно из данных этого опыта, приведенных в табл. 6.

Таблица 6

Влияние обменного натрия в черноземной почве на урожай проса

Состав обменных катионов в почве	Урожай воздушно-сухого вещества	
	в г	в %
100% Ca	48.65	100
80% Ca+20% Na	50.00	103
60% Ca+40% Na	43.20	89

Высказанное нами, на основании опытов с искусственными субстратами — гуминовой кислотой и пермутитом, положение о повышении устойчивости растений против вредного действия обменного натрия на почвах, бедных органическим веществом, нашло подтверждение в работе Ромашева ([20]), а также в опубликованных недавно опытах Орловского ([13]). Так, последним автором было показано, что если на черноземной почве гибель пшеницы наступала при замещении натрием около 55% емкости обмена почвы, то в случае гор. B_1 столбчатых солонцов это имело место лишь при замещении натрием около 90% емкости обмена почвы [1].

Однако в свете приведенных данных о роли кальциевого голода-

[1] Если исходить из защищаемого нами положения о роли кальциевого голодания растений как основного фактора, определяющего их гибель на почве, в высокой степени обогащенной обменным натрием, то снижение границы «токсичности» обменного натрия в случае почвы, богатой органическим веществом, может быть объяснено большей прочностью связи обменного кальция с почвенным поглощающим комплексом в таких почвах, или, говоря в более общей форме, в почвах с более широким отношением ацидоидов к базоидам, что было достаточно убедительно показано в работах Ярусова ([31,41]).

ния растений в определении «токсических» свойств почвы, обогащенной обменным натрием, нам казалось возможным допустить, что в случае культур, богатых содержанием кальция и нуждающихся в нем в ранних стадиях своего развития, «токсическое» влияние обменного натрия в почве должно сказаться при значительно меньших степенях насыщения им коллоидного комплекса почвы, чем в случае зерновых культур.

Для проверки этого положения мы остановились на конопле как на растении, отличающемся весьма высоким содержанием кальция (как будет показано ниже, содержание кальция в листьях конопли доходит почти до 6% Ca от веса воздушно-сухого вещества листьев). Характерным для конопли является также накопление питательных веществ, в том числе и кальция, в весьма сжатые сроки, совпадающие с первым периодом ее роста, при весьма слабом относительном развитии ее корневой системы в этот период ([7, 14, 2]). Это обстоятельство должно было еще больше способствовать проявлению вредного действия обменного натрия в почве на конопле в ранние стадии ее развития.

Опыт проведен был в почвенно-песчаных культурах (250 г почвы + 3.5 кг промытого кислотой и дестиллированной водой кварцевого песка).

Почва взята была та же, что и в описанных выше опытах с проростками пшеницы и просом. Приготовление почвы велось таким же образом, как описано было выше. Состав обменных катионов варьировал следующим образом: 1) 100% Ca; 2) 80% Ca + 20% Mg; 3) 60% Ca + 40% Mg; 4) 80% Ca + 20% Na; 5) 60% Ca + 40% Na.

Реакция почвы не превышала pH 7.2—7.3.

Потребность растений в питательных веществах удовлетворялась внесением NH_4NO_3, KNO_3 и $Ca(H_2PO_4)_2$ из расчета 0,3 г N, 0,4 г K_2O и 0,15 г P_2O_5 на сосуд.

Для опыта взята была одна из южных рас конопли (японская). В самом начале опыта уже обнаружилось, что замещение в почве 40% ее емкости обмена натрием является для конопли уже токсичным (растения гибли вскоре же после прорастания), между тем как эквивалентное количество магния в почвенном поглощающем комплексе сказывалось даже положительно. В целях получения все же некоторого урожая по варианту 60% Ca + 40% Na в эти сосуды пересаживались растения, взятые из других сосудов (в возрасте около трех недель) при прореживании. В этих условиях удалось добиться некоторого, хотя и весьма слабого, роста конопли и по этому варианту опыта (фиг. 1).

Результаты опыта приводятся в табл. 7.

Таким образом этот опыт показал, что для конопли, в отличие от зерновых культур, катастрофическое нарушение физиологических процессов в растении, приводящее к полной его гибели, имеет место уже при замещении в черноземной почве менее чем 40% ее емкости обмена натрием.

В целях выяснения условий поступления в растения кальция и других питательных веществ, имевших место в приведенном опыте, растения подвергнуты были анализу на содержание в них кальция, азота, фосфора и калия.

Растения, выращенные по варианту 60% Ca + 40% Na, в анализ не были взяты, так как эти растения, как указывалось, пересаживались из других сосудов.

Таблица 7

Влияние состава обменных катионов в почве на урожай конопли

Состав обменных катионов в почве	Урожай стеблей, в г	Общий урожай	
		в г	в %
100% Ca	21.6	33.9	100
80% Ca+20% Mg	25.4	39.3	111
60% Ca+40% Mg	25.3	38.5	110
80% Ca+20% Na	20.7	31.9	96
60% Ca+40% Na	11.7	19.2	57

Результаты анализов приведены в табл. 8.

Из табл. 8 видно, что в отношении процентного содержания азота, фосфора и калия растения по варианту 80% Ca + 20% Na в боль-

Фиг. 1. Влияние состава обменных катионов в почве на рост конопли: № 1 — 100% Ca; № 2 — 80% Ca + 20% Mg; № 3 — 60% Ca + 40% Mg; № 4 — 80% Ca + 20% Na; № 5 — 60% Ca + 40% Na

шинстве случаев заметно отличаются более высоким содержанием этих питательных веществ по сравнению с растениями из других вариантов опыта. Рассматривая данные по валовому содержанию отдельных питательных веществ во всем урожае, можно отметить

Таблица 8

Содержание питательных веществ в урожае конопли

№ варианта	Состав обменных катионов в почве	В % на воздушно-сухое вещество							
		Стебли				Листья			
		N	P_2O_5	K_2O	CaO	N	P_2O_5	K_2O	CaO
1	100% Ca	0.388	0.223	0.672	1.50	1.135	0.457	1.128	5.70
2	80% Ca + 20% Mg	0.360	0.199	0.877	0.69	1.142	0.405	1.180	4.37
3	60% Ca + 40% Mg	0.415	0.186	0.742	0.58	1.246	0.470	0.869	3.17
4	80% Ca + 20% Na	0.458	0.231	1.113	0.73	1.195	0.507	1.203	2.98

Всего в урожае							
N		P_2O_5		K_2O		CaO	
в г	в % от 1-го варианта	в г	в % от 1-го варианта	в г	в % от 1-го варианта	в г	в % от 1-го варианта
0.2234	100	0.1044	100	0.2838	100	1.028	100
0.2501	113	0.1070	102	0.3867	136	0.782	76
0.2695	120	0.1091	104	0.3024	107	0.568	55
0.2276	102	0.1046	100	0.3651	129	0.498	48

что, несмотря на меньший общий урожай конопли по варианту 80% + 20% N , общее содержание P_2O_5 в этом урожае не уступает содержанию ее в урожаях по остальным вариантам опыта.

В отношении общего содержания калия в урожае можно отметить, что частичное замещение в почве обменного кальция на магний или натрий способствовало накоплению в растениях значительно повышенных количеств калия; это особенно заметно в случае частичного замещения в почве кальция на натрий, так как в этом случае, как отмечалось, урожай был несколько понижен и, несмотря на это, общее содержание калия в урожае оказалось резко повышенным по сравнению с содержанием его в растениях по варианту 100% Ca.

Если принять во внимание, что поступление кальция в растения по варианту 80% Ca + 20% Na было сильно подавлено, что особенно наглядно видно из рассмотрения данных по содержанию этого элемента в листьях (органе растения, наиболее богатом кальцием), то усиленное поступление калия в растения в этом случае может быть объяснено антагонизмом в поступлении кальция и калия в растения («закон Эренберга»).

Подводя итоги рассмотрению данных табл. 8, можно сказать, что растения по варианту 80% Ca + 20% Na не испытывали затруднений в использовании азота, фосфора или калия, и только в отношении использования кальция мы отмечаем определенную депрессию, выступающую особенно заметно, если сравнить содержание кальция в растениях по вариантам 80% Ca + 20% Mg и 80% Ca + 20% Na.

Любопытно отметить, что содержание кальция (в листьях и общего во всем урожае) в варианте с замещением в почве 20% каль-

ция на натрий оказалось даже меньшим, чем содержание его в растениях по варианту 60% Ca + 40% Mg.

Таким образом одной из основных причин гибели конопли на почве, в сильной степени обогащенной обменным натрием (60% Ca + + 40% Na), следует признать нарушение физиологических функций в растении, вследствие недостатка кальция. На основании аналитических данных, приведенных в табл. 8, можно допустить, что немалую роль должно сыграть здесь резкое нарушение отношения одновалентных катионов к двувалентным в растениях в сторону его расширения. Так, если по данным табл. 8 вычислить отношение процентного содержания K_2O к процентному содержанию CaO в урожае конопли в нашем опыте, мы получим следующую картину (табл. 9):

Таблица 9

Влияние состава обменных катионов в почве на отношение K_2O : CaO в урожае конопли

Состав обменных катионов в почве	Соотношение % содержания K_2O к % содержанию CaO		
	в стеблях	в листьях	во всем урожае
100% Ca	0.42	0.20	0.28
80% Ca + 20% Mg	1.27	0.26	0.49
60% Ca + 40% Mg	1.28	0.27	0.53
80% Ca + 20% Na	1.53	0.40	0.74

Если принять во внимание, что растения, выращенные по вариантам, в которых обменный кальций почвы заменялся на магний, содержали еще значительные количества магния, а растения, выращенные по вариантам, в которых обменный кальций замещался на натрий, содержали значительное количество натрия, то отношение одновалентных катионов к двувалентным (а не только K_2O : CaO) должно быть в случае вариантов с магнием существенно сужено, а для вариантов с натрием еще более расширено[1].

Помимо нарушения правильного течения физиологических процессов внутри растения [в литературе отмечено рядом авторов нарушение углеводного и азотного обмена в растении при недостатке кальция ([9, 32, 53, 54])], такое накопление щелочных катионов в растении, при одновременном недостатке кальция, должно, при переходе за известные границы, привести в процессе поглощения катионов коллоидами корневой клетки к набуханию этих коллоидов, вследствие пептизирующего действия щелочных катионов, ослизнения клеточ-

[1] Кроме того для молодых растений это отношение должно в последнем случае быть более широким, чем для растений более позднего возраста, так как с возрастом способность растений усваивать обменный кальций из почвы, частично насыщенной натрием, должна возрастать вследствие развития корневой системы, резкого увеличения ее адсорбирующей поверхности ([11]), подкисления непосредственно примыкающих к корневым волоскам участков почвы корневыми выделениями и т. д. За это говорит и тот факт, что хотя проростки пшеницы оказались в приведенных выше опытах почти неспособными усваивать обменный кальций из почвы, емкость обмена которой насыщена была на 40—50% натрием, все же на такой почве удается, как указывалось, получить в условиях вегетационного опыта более или менее нормальный урожай пшеницы, и лишь при дальнейшем росте насыщенности почвы натрием (60—70% емкости обмена) растения гибнут в молодом возрасте, не будучи в состоянии пройти этот критический период.

ных стенок и общего нарушения функций корневых клеток, что отмечено было в опытах в водных культурах при недостатке кальция ([8]) и что наблюдалось нами также в случае гибели растений на почве, в сильной степени обогащенной обменным натрием.

Подводя итог результатам опыта с коноплей, можно констатировать, что, как это и ожидалось при постановке этого опыта, для этого растения «токсичное» действие обменного натрия в почве начинает сказываться при значительно меньших степенях замещения им обменного кальция в почве, чем для зерновых культур.

Другим растением, на котором можно иллюстрировать большее по сравнению с зерновыми культурами отрицательное значение солонцеватости почвы [1], а следовательно, и большее положительное действие замены обменного натрия в почве на кальций, является люцерна.

Как известно, это растение отличается весьма высоким содержанием кальция. Работами Albrecht ([31, 32]), Horner ([43]) и др. было показано на примере сои значение кальция для процесса инокуляции бобовых, причем в работе Albrecht и Davis ([32]) было показано, что это благоприятное действие кальция на процесс инокуляции сои связано не только с наличием достаточных количеств кальция во внешней среде, но и с достаточным содержанием его в самом растении; совокупность этих данных позволяет ожидать, что для люцерны, особенно в молодом возрасте ее, когда корневая система еще недостаточно развита, отрицательное физиологическое значение солонцеватости почвы, связанное с недостатком для растений доступного им кальция в почве, должно быть выражено сильнее, чем для зерновых культур.

Вегетационный опыт, проведенный нами в 1935 г. со сравнительным изучением отзывчивости на гипсование почвы твердой яровой пшеницы (Melanopus 69) и синей люцерны, может послужить иллюстрацией этого положения.

Опыт этот проведен был на гор. А слабо-солонцеватой светло-каштановой почвы Валуйской (б. Костычевской) опытной станции и на гор. B_1 столбчатого солонца той же станции.

Некоторые данные для характеристики этих почв приводятся в табл. 10.

Таблица 10

Характеристика почв, взятых для опыта

	pH	Общая щелочность в HCO_3, в %	Cl	SO_3	Состав обменных катионов						
					в м.-экв.				в % от суммы		
			в %		Ca	Mg	Na	Сумма	Ca	Mg	Na
Светлокаштановая слабо-солонцеватая почва . .	7.1	0.019	0.035	0.031	20.33	4.36	3.01	27.70	73	16	11
Гор. B_1 столбчатого солонца	7.8	0.033	0.016	0.013	7.78	7.72	3.95	19.45	40	40	20

[1] Напомним, что речь идет здесь у нас о физиологическом значении солонцеватости почвы, вернее, о физиологическом значении обменного натрия в почве, а не вообще о влиянии всего комплекса факторов, связанных с солонцеватостью почвы на урожай культурных растений.

Оценка солонцеватости почвы в более широком агрохимическом аспекте дана в наших предыдущих сообщениях ([17, 18]).

Из табл. 10 видно, что эти две почвы резко отличаются по степени насыщенности их кальцием; в гор. B_1 солонца, помимо натрия, значительное место среди обменных катионов занимает магний; суммируясь, магний и натрий занимают 60% от суммы обменных катионов почвы и снижают степень насыщенности ее кальцием до 40%. В светлокаштановой почве относительное содержание магния и натрия невелико, и степень насыщенности почвы кальцием достигает 73%.

Опыт с пшеницей на этих почвах проведен был в сосудах, вмещавших около 2.5 кг почвы, а опыт с люцерной, ввиду нехватки почвы, в небольших сосудах, вмещавших около 750 г почвы. Гипс вносился в количествах, эквивалентных содержанию в почве обменного натрия.

Питательные вещества вносились в форме KH_2PO_4, KNO_3 и NH_4NO_3, для пшеницы из расчета 0.16 г P_2O_5, 0.35 г K_2O и 0.35 г N на сосуд; для люцерны — из расчета 0.1 г P_2O_5, 0.14 г K_2O и 0.03 г N на сосуд.

Результаты опыта приводятся в табл. 11 (урожай в г на сосуд).

Таблица 11

Вариант опыта	Светлокаштановая слабо-солонцеватая почва		Гор. B_1 столбчатого солонца	
	пшеница	люцерна	пшеница	люцерна
Без гипса	17.16	13.19	25.02	8.48
+ гипс	20.97	14.25	28.42	15.58
Прибавка от гипса, в %	22	8	14	84

Из табл. 11 видно, что на урожай пшеницы гипс оказал некоторое слабо выраженное положительное действие, не обнаруживающее притом какой-нибудь зависимости от степени насыщенности почвы кальцием. В случае же люцерны гипс почти удвоил урожай на гор. B_1 солонца и оказал лишь слабое положительное действие на светлокаштановой почве [1].

Таким образом граница «токсичности» обменного натрия в почве зависит от природы растения, относительной роли кальция в его метаболизме, степени развития и усвояющей способности его корневой системы в молодом возрасте и т. д.

В заключение приведем некоторые данные лабораторных опытов по изучению подвижности обменного кальция в почве в зависимости от природы сопутствующих обменных катионов и сопоставим эти данные с результатами опытов с проростками.

Для лабораторных исследований нам послужили образцы той же почвы, приготовленные таким же образом, как и в описанных выше опытах с проростками.

В первой серии опытов изучалось изменение относительной подвижности обменного кальция в почве при возрастающем замещении его на натрий или водород; мерилом этой подвижности служило количество кальция, вытесняемое из почвы раствором NH_4Cl, выраженное в процентах от исходного содержания обменного кальция во взятой навеске почвы (5 г). Отношение количества вытеснителя (NH_4Cl) в м.-экв. к емкости обмена взятой навески почвы в м.-экв.

[1] Действие гипса в этом опыте не может быть приписано содержанию в нем серы, так как из табл. 10 видно, что обе взятые нами почвы содержали заметные количества воднорастворимых сульфатов.

составляло 10 : 1. Это количество NH_4Cl содержалось в 300 см³ раствора.

Степень насыщенности почвы кальцием вариировала от 40 до 90% от емкости обмена почвы.

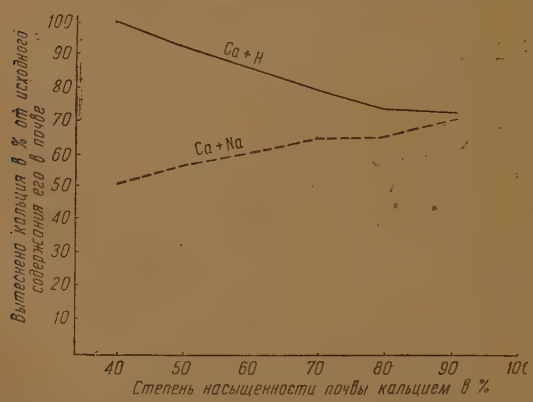
Результаты опыта приведены в табл. 12 и на фиг. 2.

Таблица 12

Подвижность обменного кальция в почве в зависимости от состава обменных катионов и степени насыщенности почвы кальцием

Степень насыщенности почвы кальцием, в %	Всего содержалось обменного Ca в 5 г почвы, в мг	Вытеснено Ca в вариантах				Количество Ca, вытесненное в вариантах Ca+Na в % от количества его, вытесненного в вариантах Ca + H
		Ca + Na		Ca + H		
		в мг	в % от исходного содержан. в почве	в мг	в % от исходного содержания в почве	
90	46.8	32.33	69	34.97	75	93
80	41.6	27.18	64	31.30	75	86
70	36.4	22.86	63	28.04	77	80
60	31.2	18.48	60	26.08	84	71
50	26.0	14.78	57	23.70	91	63
40	20.8	10.44	50	20.88	100	50

Отметим в приведенной таблице раньше всего то обстоятельство, что разница во влиянии обменных Na и H на подвижность обменного кальция в почве (последний столбец таблицы) почти незаметна при слабых степенях замещения кальция на натрий и водород и резко возрастает по мере уменьшения степени насыщенности почвы кальцием. Это обстоятельство говорит за то, что постулированное в работе Антипова-Каратаева и Антиповой-Каратаевой (²) положение о независимости десорбции обменных катионов из почвы остается правильным лишь для случая очень высокой степени насыщенности почвы десорбируемым катионом, что, впрочем, отмечено было и самими авторами указанной работы.



Фиг. 2. Подвижность обменного кальция в почве в зависимости от степени насыщенности почвы кальцием

Далее, в табл. 12 обращает на себя внимание диаметрально противоположное влияние возрастающего насыщения емкости обмена

почвы натрием и водородом на относительную десорбируемость остающегося обменного кальция.

В первом случае (т. е. в вариантах Ca + Na) понижение степени насыщенности почвы кальцием ведет к снижению относительной подвижности его. Во втором же случае (в вариантах Ca + H) подвижность обменного кальция не только не уменьшается с уменьшением степени насыщенности им почвы, но даже увеличивается.

Аналогичная картина была отмечена Ярусовым (44) для систем Ba + Na и Ba + H.

Практическим выводом из приведенных лабораторных опытов могло бы послужить то положение, что в случае почв, ненасыщенных основаниями, недостаток кальция для растений, вследствие низкой степени насыщенности им почвенного поглощающего комплекса, может быть в известной степени компенсирован повышенной подвижностью обменного кальция в этих условиях или, во всяком случае, отсутствием снижения этой доступности с падением степени насыщенности почвы кальцием.

Однако опыты с проростками, приведенные выше (табл. 4), подтверждая снижение подвижности обменного кальция почвы, при частичном замещении его на натрий, не обнаруживают принципиально иного и при частичном замещении обменного кальция на водород; разница остается лишь в силе воздействия обменного натрия и обменного водорода на подавление доступности проросткам обменного кальция: действие обменного натрия в этом отношении значительно сильнее выражено, чем действие обменного водорода.

Приведем здесь вторично данные из табл. 4, иллюстрирующие подавление доступности растениям обменного кальция из почвы при частичном замещении его водородом (20% Ca + 80% H), дополнив их промежуточным вариантом (40% Ca + 60% H).

Таблица 13

Доступность проросткам пшеницы обменного кальция из почвы, емкость обмена которой частично замещена водородом или натрием

Состав обменных катионов	Количество почвы, в г	Общее содержание обменного Ca во взятой навеске почвы, в м.-экв.	Вес проростков (надземная масса + + корни), в г	Содержание Ca в проростках	
				в мг	превышение над контролем
100% Ca	50	26	2.40	15.80	11.42
40% Ca + 60% H	125	26	2.32	9.62	5.24
20% Ca + 80% H	250	26	2.69	6.65	2.27
40% Ca + 60% Na	125	26	2.12	3.53	—0.85
Контроль (песок)	—	—	2.17	4.38	—

Из табл. 13 ясно видно, что подавление доступности растениям обменного кальция под влиянием обменного водорода, сопутствующего кальцию в почвенном поглощающем комплексе, выражено достаточно рельефно, хотя и в меньшей степени, чем влияние обменного натрия. Снижение степени насыщенности почвы кальцием от 40 до 20% за счет замещения его водородом ведет к дальнейшему подавлению доступности растениям обменного кальция.

Таким образом в отношении бикатионных образцов почвы Ca + H

десорбция обменного кальция из почвы катионом нейтральной соли (в нашем случае NH_4Cl) не дает никакого представления (вернее, дает превратное представление) об условиях физиологической десорбции этого кальция корнями растений.

Наконец, следует отметить, что и в отношении суждения на основании лабораторных опытов с десорбцией о влиянии сопутствующих обменных катионов на доступность растениям обменного кальция почвы (да и других, повидимому, катионов) могут быть получены различные ответы в зависимости от отношения количества вытеснителя к емкости обмена почвы. H. Jenny ([45]) было предложено для характеристики подвижности обменных катионов воспользоваться определением их способности вытесняться в раствор при отношении количества вытеснителя к емкости обмена субстрата, равном 1 : 1 (величина, названная этим автором «Simmetry value»).

В упоминавшихся опытах Ярусова с бикатионными образцами почвы применялось отношение 5 : 1, а в опытах Антипова-Каратаева и Антиповой-Каратаевой — около 10 : 1.

Насколько это обстоятельство может иметь значение для суждения о подвижности интересующего нас обменного катиона в зависимости от природы сопутствующих обменных катионов, можно видеть из следующего опыта, проведенного нами с образцами почвы, емкость обмена которой замещена была на 70% Ca и 30% Na или H. Навески по 5 г этой почвы, содержавшие 36.4 мг обменного кальция, приводились во взаимодействие с 300 см³ раствора NH_4Cl, содержащими такое количество соли, что отношение иона NH_4 в растворе в м.-экв. к емкости обмена взятой навески почвы в м.-экв. варьировало следующим образом: 1 : 1, 5 : 1, 10 : 1 и 25 : 1. После суточного стояния при частом взбалтывании от руки жидкость отфильтровывалась, и в ней определялось количество кальция, вытесненное из почвы.

Результаты приводятся в табл. 14.

Таблица 14

Влияние отношения $\frac{\text{количество вытеснителя в м.-экв.}}{\text{емкость обмена почвы в м.-экв.}}$ на относительную десорбируемость обменного кальция из бикатионных образцов почвы Ca + Na и Ca + H

Отношение $\frac{\text{количество вытеснителя}}{\text{емкость обмена почвы}}$	Вытеснено Ca, в мг		
	в системе Ca + Na (a)	в системе Ca + H (b)	$\frac{a}{b}$ в %
1 : 1	7.82	11.72	67
5 : 1	17.82	21.96	81
10 : 1	23.70	28.04	85
25 : 1	32.97	36.78	90

Из табл. 14 ясно видно, что если взять результат, полученный при отношении 25 : 1, можно говорить о независимости или о весьма слабой зависимости десорбции обменного кальция от природы других сопутствующих обменных катионов; если же взять результат, полученный при отношении 1 : 1, эта зависимость вытекает в достаточно резкой степени. Если далее сопоставить данные этого опыта с тем, что обнаруживает растение в опытах с проростками, можно притти к выводу, что более близкие к условиям физиологической десорбции данные получаются при узком отношении количества вытеснителя к емкости обмена почвы.

В этих условиях могут быть обнаружены, повидимому, и в случае слабых степеней замещения обменного кальция на натрий и водород более резкие разницы во влиянии натрия и водорода на подвижность обменного кальция, чем это отмечено было в приведенном выше опыте (табл. 13) при отношении $\frac{\text{количество вытеснителя}}{\text{емкость обмена почв}} = 10:1$.

Наконец, следует отметить в табл. 14 одно обстоятельство, касающееся вопроса о методике определения обменных катионов в почве путем однократной обработки ее раствором нейтральной соли. Если обратить внимание на данные последней строки табл. 14, то можно видеть, что при максимально взятом отношении $\frac{\text{количество вытеснителя}}{\text{емкость обмена почвы}} = 25:1$ полное вытеснение в раствор всего обменного кальция имело место лишь при сочетании кальция с водородом, при сочетании же кальция с натрием полного вытеснения всего обменного кальция однократной обработкой, при взятом отношении количества вытеснителя к емкости обмена почвы, не было достигнуто.

Таким образом, методы однократного взбалтывания могут быть с бо́льшим успехом применены на почвах подзолистого типа, чем на почвах солонцового типа.

Влияние состава обменных катионов в почве на доступность растениям обменного калия

В отношении вопроса о доступности растениям обменного калия почвы дело обстоит сложнее, чем с вопросом о доступности им обменного кальция. Нами уже указывалось выше, что, в то время как основным источником, удовлетворяющим потребность растений в кальции, является обменный кальций почвы, удовлетворение потребности их в калии может итти в значительной мере и за счет использования необменного калия почвы. Мало того, само содержание обменного калия в почве является признаком неустойчивым, так как в последнее время было рядом работ показано [2, 6, 41, 42, 55, 58], что обменный калий почвы может перейти в необменную форму под влиянием попеременного смачивания и высушивания почвы, культуры на ней растений и других неизвестных факторов [в работе Антипова-Каратаева и Антиповой-Каратаевой [2]] отмечается факт перехода также и обменного магния в необменную форму при высушивании почвы].

Однако способность растений усваивать обменный калий почвы в настоящее время можно считать достаточно доказанной.

Правда, в литературе встречаются работы, разрешающие отрицательно вопрос о способности растений усваивать обменный калий; однако в свете более поздних исследований результаты этих работ могут быть объяснены специфическими условиями их постановки. Так, в ряде работ, проведенных по методу изолированного питания с калийным цеолитом как источником калия [3, 22, 26, 27] было показано, что калий цеолита, будучи прекрасно усваиваем растениями при внесении его в общую питательную смесь или при изоляции его вместе с $Ca(NO_3)_2$, теряет в своей доступности для растений при изоляции цеолита от всей остальной питательной смеси.

Это обстоятельство дало повод заключить, что усвоение растениями калия цеолита или калия из почвы, насыщенной этим катионом, может иметь место лишь после вытеснения калия в раствор катионом другой соли; сам же по себе (без предварительного вытеснения в раствор) обменный калий не может быть усвоен растениями.

Однако в свете приведенных нами данных о подавлении развития корневой системы растения при значительном замещении обменного кальция в почве другими катионами, особенно щелочными, а также в свете данных упоминавшейся уже работы Домонтовича [8] о специфическом влиянии изоляции кальция на развитие корневой системы, неспособность растений в названных опытах к усвоению калия цеолита (или обменного калия почвы, насыщенной этим катионом) при изоляции его от всей питательной смеси может быть в значительной мере приписана «токсичности» субстрата (в том смысле, в каком это рассматривалось нами выше) в сосудах, где был изолирован один цеолит, вследствие чего субстрат этот, содержащий калий в нерастворимой форме, не мог быть растениями освоен в достаточной мере.

Работами Hogland и Martin [41, 42], а также Schachtschabel [55] было показано, что относительная роль необменного калия в питании растений усиливается по мере использования растениями известной части обменного калия. Лишь при достижении содержания обменного калия в почве некоторого невысокого уровня (разного для разных почв) дальнейшее питание растений калием происходит главным образом или исключительно за счет необменного калия; по воззрениям, развиваемым Schachtschabel [55], в почве устанавливается при этом подвижное равновесие между обменным и необменным калием, при котором наряду с потреблением растениями обменного калия идет восстановление его содержания в почве за счет «притока» необменного калия из внутренних слоев почвенных частиц к ее внешним слоям, где он становится обменным.

В силу изложенных обстоятельств экспериментальное изучение вопроса о количественном использовании растениями обменного калия почвы встречает ряд затруднений.

С точки зрения интересующего нас вопроса о влиянии состава обменных катионов в почве на доступность растениям обменного калия нам важно отметить в упоминавшихся работах тот факт, что урожаи их использовали преимущественно этот источник калия. Следовательно, учитывая вынос калия первым урожаем проростков в образцах почвы, содержащих наряду с другими обменными катионами и обменный калий в заметных количествах, и в образцах той же почвы, не содержащих обменного калия, можно получить представление о влиянии состава обменных катионов в почве на доступность растениям обменного калия.

Выше при рассмотрении результата опытов с коноплей мы, на основании анализов растений из этого опыта, указывали, что при замещении части емкости обмена почвы на натрий поступление калия в растение усиливается, что на фоне резкого подавления поступления в растение кальция мы склонны были объяснить антагонизмом в поступлении ионов кальция и калия в растения (кстати, и это обстоятельство — антагонизм в поступлении ионов в растение, особенно резко проявляющийся в отношении калия,— также является обстоятельством, затрудняющим решение вопроса о количественном использовании растениями обменного калия почвы в зависимости от состава сопутствующих обменных катионов).

Однако в указанном опыте калий вносился извне в виде KNO_3 и в некоторой, во всяком случае, части своей оставался в почве в растворенном состоянии. Таким образом этот опыт не может послужить для иллюстрации влияния состава обменных катионов в почве на доступность растениям о б м е н н о г о калия.

Для освещения этого вопроса мы провели опыт с проростками аналогично описанным выше опытам с доступностью проросткам обменного кальция и с той же почвой.

Опыт был проведен с образцами почвы, в которых был создан следующий состав обменных катионов (в процентах от емкости обмена почвы = 52 м.-экв.): 1) 4% K + 96% Ca; 2) 4% K + 50% Ca + + 46% H; 3) 4% K + 50% Ca + 46% Na; 4) 4% K + 50% Ca + + 46% Mg; 5) 100% Ca; 6) 50% Ca + 50% Na. Последние два варианта были взяты для освещения вопроса о влиянии состава обменных катионов в почве на доступность проросткам пшеницы необменного калия почвы.

Во всех случаях в почву раньше вводился калий (в виде 0.05 н раствора KOH), затем кальций и позднее остальные катионы по схеме.

В этом опыте так же, как и в предыдущих опытах с проростками, взято было по 50 г почвы на сосуд. Песку взято было по 500 г на сосуд. Пшеница — Лютесценс 062, высевалась по 100 пророщенных зерен на сосуд.

Содержание калия в проростках определялось кобальт-нитритным методом в модификации Drushel.

Результаты опыта приводятся в табл. 15.

Таблица 15

Влияние состава обменных катионов в почве на доступность проросткам пшеницы обменного калия

№ варианта	Состав обменных катионов в почве	Вес проростков (надземн. масса + + корни), в г	Содержание K_2O в проростках			
			всего в мг	Превыш. над песчан. контролем, в мг	Превышение над почв. контролем [1]	
					в мг	в относ. велич.
1	4% K + 96% Ca	2.29	48.03	33.03	19.01	100
2	4% K + 50% Ca + 46% H	2.19	48.12	33.12	19.10	100
3	4% K + 50% Ca + 46% Mg	2.20	47.91	34.91	18.89	99
4	4% K + 50% Ca + 46% Na	2.15	43.94	30.94	14.92	78
5	100% Ca (контроль)	2.10	28.48	15.48	—	—
6	50% Ca + 50% Na (контроль)	1.97	29.55	16.55	—	—
7	Контроль (песок без почвы)	1.84	13.00	—	—	—

Из табл. 15 видно раньше всего, что из почвы, лишенной обменного калия, проростки в состоянии были извлечь значительные количества калия, причем состав обменных катионов в почве не имел существенного влияния на доступность проросткам необменного калия почвы (некоторое, небольшое повышение в случае варианта Ca + Na). Однако количество калия, усвоенное проростками из почвы, лишенной обменного калия, составляет лишь около половины того количества, которое проростки усвоили из образцов почвы, в которых 4% ее емкости обмена замещено было калием.

[1] В этом случае в качестве контроля взято среднее из показаний вариантов № 5 и 6 $\left(\frac{15.48+16.55}{2} = 16.02\right)$.

Обращаясь далее к тем данным табл. 15, которые освещают вопрос о влиянии состава обменных катионов в почве на доступность проросткам обменного калия (последние два столбца таблицы), мы можем отметить, что: 1) из всех изучавшихся нами обменных катионов лишь один натрий, при замещении им около половины емкости обмена почвы, подавлял доступность обменного калия проросткам по сравнению с доступностью его из почвы, насыщенной только кальцием; остальные же катионы (водород и магний) не оказывали заметного влияния на доступность обменного калия проросткам и 2) подавление доступности проросткам обменного калия почвы под влиянием обогащения ее обменным натрием выражено значительно слабее, чем подавление в тех же условиях доступности растениям обменного кальция.

Какие же теоретические положения могут быть призваны для объяснения приведенных фактов?

Выше, при объяснении результатов опытов, иллюстрирующих влияние состава обменных катионов в почве на доступность растениям обменного кальция, мы исходили из того положения, что подвижность и доступность для растений того или иного обменного катиона в почве зависят в значительной мере от его относительной по сравнению с другими сопутствующими ему обменными катионами степени гидратации и связанной с этим прочности связи с почвенным поглощающим комплексом. Чем выше степень гидратации сопутствующего кальцию обменного катиона (или катионов), чем слабее его (или их) прочность связи с почвенным поглощающим комплексом, тем сильнее выражено подавление доступности растениям обменного кальция при возрастающем замещении его этим катионом.

Если исходить из этих же положений при рассмотрении результатов опытов с доступностью проросткам обменного калия, то можно будет объяснение этих результатов найти в том факте, что из всех изучавшихся нами катионов калий по степени гидратации уступает лишь одному натрию; остальные же катионы — кальций, магний и водород — уступают калию по степени гидратации.

Следовательно, при замещении остальной емкости обмена почвы (кроме занимаемой калием) кальцием, магнием или водородом, калий как катион более гидратированный, с большим гидродинамическим радиусом будет во всех случаях занимать внешние слои роя ионов, где он более удален от поверхности мицеллы, слабее ею удерживается и легче вовлекается в реакции обмена. Этим и объясняется тот факт, что в приведенных опытах не обнаружено существенного различия в доступности растениям обменного калия из почвы, насыщенной кальцием, и из той же почвы, где часть кальция заменена на магний или водород.

Иное должно иметь место при замещении в почве части обменного кальция на натрий. В этом случае внешние слои «роя ионов» будут преимущественно заняты натрием как катионом более гидратированным и с большим гидродинамическим радиусом, чем калий; последний же, благодаря своему меньшему гидродинамическому радиусу, будет проникать во внутренние слои «роя ионов», где будет прочнее удерживаться поверхностью мицеллы и труднее вовлекаться в реакцию обмена.

Этим и можно объяснить то обстоятельство, что из всех изучавшихся нами обменных катионов только один натрий при замещении им значительной части емкости обмена почвы подавлял доступность проросткам обменного калия почвы.

Поскольку же разницы в степени гидратации и энергии внедрения в почвенный поглощающий комплекс между кальцием и натрием значительно выше, чем между калием и натрием, то и подавление доступности растениям обменного кальция под влиянием обменного натрия выражено сильнее, чем подавление им доступности обменного калия.

Следует в связи с изложенным отметить, что в работе Важенина (4) было показано, что натрий, содержащийся в сильвините, оказывает защитное действие по отношению к калию в смысле его вымываемости из почвы. В свете тех теоретических положений, которые развивались нами выше, этот факт можно объяснить тем, что при вступлении в почвенный поглощающий комплекс наряду с калием также и натрия последний «оттесняет» калий во внутренние слои «роя ионов», где он труднее вовлекается в реакцию обмена и тем в известной степени предохраняется от вымывания.

Выводы

1. Усвоение растениями обменного кальция почвы находится в тесной зависимости от степени насыщенности почвы этим катионом и от состава других сопутствующих кальцию обменных катионов в почвенном поглощающем комплексе.

2. Доступность растениям обменного кальция почвы падает по мере снижения степени насыщенности почвы этим катионом, вне зависимости от того, каким катионом (магнием, калием, натрием или водородом) он замещается.

3. Влияние отдельных катионов на подавление доступности растениям обменного кальция почвы при частичном замещении его этими катионами выражается хорошо известным рядом Гофмейстера $H < M \quad K < a$

4. Подавление доступности растениям обменного кальция почвы при частичном замещении его натрием выражено настолько сильно, что при высокой степени насыщенности почвы натрием (50—60% от суммы $Ca + Na$ для черноземной почвы) проростки пшеницы почти теряют способность усваивать обменный кальций почвы, а при дальнейшем повышении содержания обменного натрия в почве (60—70% от суммы $Ca + Na$) обнаруживают, повидимому, тенденцию к потере и части того кальция, который содержался в семенах.

5. В случае замещения кальция водородом проростки пшеницы не теряют способности усваивать обменный кальций почвы даже при очень высокой степени замещения емкости обмена почвы водородом (80%).

6. При высоких степенях замещения обменного кальция в почве натрием или водородом проростки пшеницы испытывают затруднение в развитии своих корневых систем.

Это обстоятельство позволяет ожидать, что в полевых условиях кальциевое голодание молодых растений может иметь место и в случае замещения обменного кальция водородом (почвы, ненасыщенные основаниями), так как компенсация низкой доступности растениям обменного кальция освоением ими большего объема почвенного субстрата должна встретить препятствие в слабом развитии корневых систем молодых растений в этих условиях.

В значительно большей степени кальциевое голодание растений должно проявиться на почвах, обогащенных обменным натрием (со-

лонцы), обусловливая при высокой насыщенности почвы натрием полную гибель молодых растений.

7. Установленные в наших предыдущих работах для овса, пшеницы и ячменя и подтвержденные в этой работе также и для проса высокие пределы содержания обменного натрия в почве, выносимые зерновыми культурами, оказались существенно сниженными в отношении растений, богатых кальцием и нуждающихся в нем на ранних стадиях своего развития.

Так, на той же почве, на которой при замещении в ней 40% емкости обмена натрием просо почти не снижало урожая, конопля совершенно погибла в раннем возрасте, развиваясь нормально (даже лучше, чем на почве, насыщенной полностью кальцием), на почве, содержавшей эквивалентные натрию количества обменного магния, или на почве, в которой емкость обмена была лишь на 20% замещена натрием.

Точно так же и в отношении люцерны замена обменного натрия на кальций помощью гипсования в гор. B_1 столбчатого солонца оказалась значительно более эффективной, чем в отношении пшеницы.

8. Анализ растений, полученных в упомянутом выше опыте с коноплей, на содержание в них питательных веществ показал, что при замещении в почве 20% от ее емкости обмена на натрий имело место так же, как и в опытах с проростками, сильное подавление доступности растениям обменного кальция, значительно более сильное, чем при эквивалентном или даже удвоенном содержании в почве обменного магния. В отношении же поступления других питательных веществ (азота, фосфора и калия) замещение в почве обменного кальция на натрий не оказало отрицательного влияния; мало того, содержание калия в растениях было в этом случае значительно повышенным, что на фоне очень слабого поступления кальция в растение может быть объяснено антагонизмом в поступлении этих ионов в растение.

Таким образом подавление использования растениями обменного кальция почвы под влиянием обогащения последней обменным натрием является специфическим признаком, связанным с низкой подвижностью обменного кальция в почве в этих условиях, а не с подавлением общей способности растений усваивать питательные вещества.

9. Лабораторное изучение подвижности обменного кальция в почве в зависимости от состава сопутствующих кальцию обменных катионов в почвенном поглощающем комплексе показало, что выводы, получаемые на основании лабораторных опытов с десорбцией, могут существенно расходиться с выводами, получаемыми при изучении реакции растения (физиологическая десорбция). Так, например, по лабораторным данным относительная подвижность обменного кальция в почве (в смысле способности его к вытеснению катионом нейтральной соли) увеличивается по мере замещения его водородом и падает по мере замещения его натрием, между тем как опыты с растениями показывают, что относительная доступность кальция резко падает и в том и в другом случае.

10. Выводы о зависимости подвижности обменного кальция от состава сопутствующих обменных катионов, делаемые на основании лабораторных опытов с десорбцией, могут быть различными в зависимости от условий проведения опыта. Так, в наших опытах оказалось, что громадное значение имеет здесь взятое отношение количе-

ства вытеснителя к емкости обмена почвы. При широких отношениях можно говорить почти о независимости десорбции отдельных обменных катионов из почвы, при узких же отношениях зависимость десорбции кальция от состава сопутствующих обменных катионов в почве выступает в резкой степени.

Сопоставляя результаты лабораторных опытов с десорбцией с результатами опытов по физиологической десорбции, можно притти к выводу, что более отвечающими опытам с растениями результаты получаются при весьма узких отношениях между количеством вытеснителя и емкостью обмена почвы.

11. Доступность растениям обменного калия обнаруживает значительно меньшую зависимость от состава обменных катионов в почве, чем доступность им обменного кальция. Водород и магний при замещении ими значительной части емкости обмена почвы почти не оказали влияния на количество калия, усвоенного проростками. Только обменный натрий при значительном замещении им емкости обмена почвы заметным образом подавлял усвоение проростками обменного калия почвы, но в меньшей степени, чем подавление доступности им в тех же условиях обменного кальция. Эти различия в поведении кальция и калия могут быть объяснены, исходя из различного положения этих катионов в гидратационном ряду.

12. Усвоение растениями необменных форм калия в почве, весьма рельефно выраженное в наших опытах, не обнаружило значительной зависимости от состава обменных катионов в почве (некоторое повышение в случае обогащения почвы обменным натрием).

Поступило
5. XII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Антипов-Каратаев И. Н. и Рабинерсон А. И., Перезарядка почв кислотами и связывание анионов, Тр. ЛОВИУАА, вып. 17, стр. 101, 1933.
[2] Антипов-Каратаев И. Н. и Антипова-Каратаева Т. Ф., О десорбции катионов из почв, Химизац. социал. земледелия, 4, 1936.
[3] Бобко Е. В., Усвоение калия почвы и некоторых силикатов ячменем в песчаных культурах, Из результ. вегетацион. опытов и лабор. работ лабор. Д. Н. Прянишникова, XII, стр. 128, 1923.
[4] Важенин И., О фиксации в почвах калия в поглощенном состоянии в присутствии Na и Mg, Химиз. соц. земл., 4, 1936.
[5] Гедройц К. К., Почвенные обменные катионы и растение. 1. Доступность растениям Ca, Mg и K, находящихся в почве в состоянии, к обмену не способном. Отношение растения к некоторым катионам, полностью насыщающим емкость обмена почв, Удобрение и урожай, № 6, 1930.
[6] Горбунов Н. И., Адсорбция калия почвами, Химизация соц. земледел., № 8, 1935.
[7] Добрунов Л. Г., Требования конопли к плодородию почвы и удобрению, Тр. Института конопли, вып. 3, 1934, стр. 5.
[8] Домонтович М. К., Влияние изоляции кальция на развитие кукурузы, Из результ. вег. опыта и лаборат. работ Д. Н. Прянишникова, XII, стр. 187, 1923.
[9] Ермаков В. В., К вопросу о соотношении солей кальция с усвоением нитратного азота, Журнал опытной агрон., VI, стр. 403, 1905.
[10] Иоффе И. С., Доступность растениям почвенных обменных катионов, Химизация соц. земледелия, № 5, стр. 50, 1936.
[11] Колосов И. И., Исследования над поступлением веществ в растения. II. Изучение процессов адсорбции электролитов корневыми системами, Труды ВИУАА, вып. 8, 1935, стр. 37.
[12] Либих Ю., Химия в приложении к земледелию и физиологии растений. Огиз—Сельхозгиз, Москва—Ленинград, 1936.
[13] Орловский Н. В., Основные моменты в использовании и улучшении солонцовых и солонцеватых почв Западной Сибири, Химиз. соц. земл., № 6, 1937.
[14] Поташев А., Потребность конопли в питательных веществах, Тр. Института конопли, вып. 1, 1933.

[15] Ратнер Е. И., О причине понижения емкости поглощения некоторых почв после обработки их 0.05 и HCl, Из результ. вегет. опытов и лабор. работ лаборат. акад. Д. Н. Прянишникова, XVI, стр. 281, 1935.
[16] Ратнер Е. И., Влияние обменного натрия в почве на рост растений и физические свойства почвы, Химизация соц. земледелия, № 3, стр. 35, 1935.
[17] Ратнер Е. И., Химическая мелиорация и удобрение солонцов по лабораторным и вегетационным опытам, Тр. Майской сессии АН СССР, Москва, стр. 328, 1936.
[18] Ратнер Е. И., Известь и гипс на бескарбонатных солонцах, Почвоведение, № 6, 1933.
[19] Роде А. А., О химическом составе механических фракций нескольких почв подзолистого и подзолисто-болотного типов, Тр. Почвенного института им. Докучаева, АН СССР, VIII, вып. 3, 1933.
[20] Ромашев П. И., К вопросу об агрономических свойствах солонцов каштановой зоны, Химиз. соц. земледелия, № 2—3, 1936.
[21] Сабинин Д. и Колосов И., Исследования над поступлением веществ и растения. 1. Изучение процессов адсорбции электролитов корневыми системами, Тр. ВИУАА, вып. 8, 1935.
[22] Смирнов А. И., Калийный цеолит в песчаных и водных культурах, Из результ. вегет. опытов и лабор. работ. лабор. Д. Н. Прянишникова, X, стр. 115, 1916.
[23] Тюлин А. Ф., О критических зонах поглощенных ионов в связи с их доступностью растению, Химизац. соц. земледелия, № 8, 1935.
[24] Усов Н. И., Создает ли поглощенный магний солонцовые свойства почвы, Докл. на конф. по вопросам почвоведения и физиологии культурных растений в Саратове в феврале 1936.
[25] Хандурина Е., Накопление зольных веществ в конопле в разные периоды роста, Лен и конопля, № 12, 1931.
[26] Чириков Ф. В., Влияние сопутствующих удобрений на доступность K_2O силикатов, Из результ. вегет. опытов и лабор. работ лабор. Д. Н. Прянишникова, X, стр. 371, 1916.
[27] Чириков Ф. В., Усвояемость K_2O цеолита растениями, Из результ. вегет. опытов и лабор. работ лабор. Д. Н. Прянишникова, VIII, 1913, стр. 300.
[28] Шаврыгин П. И., Влияние поглощенного магния на физические свойства почвы, Почвоведение, № 2, стр. 167, 1935.
[29] Штатнов В. И. и Одинцова С., Доступность растениям фосфорной кислоты в форме адсорбционно связанной, Химиз. соц. земледел., № 5, стр. 37, 1935.
[30] Ярусов С. С. и Дмитриенко, К вопросу о подвижности почвенных поглощенных катионов, Тр. ВИУАА, вып. 2, стр. 77, 1933.
[31] Ярусов С. С., Подвижность поглощенных катионов в разных почвах, Тр. ВИУАА, вып. 11, стр. 129, 1935.
[32] Addams R. M. and Nightingale G. T., Effects of calcium-deficiency on the metabolism of tomato plants. Proceed. of the Americ Soc. for Hort. Sci. p. 227, 1930.
[33] Albrecht W. A. and Davis E. L., Physiological importance of calcium in legume inoculation, Botan. Gaz., 88, p. 310. 1929.
[34] Albrecht W. A., Calcium and hydrogen-ion concentration in the growth and inoculation of soybeans, Journal of Americ Soc. of Agron., 24, p. 794. 1932.
[35] Albrecht W. A., Inoculation of legumes as related to soil acidity, Journ. of Americ. Soc. of Agron, 25, p. 512, 1933.
[36] Dojmi di Delupis S., Die Pflanze und die polare Sorption des Bodens, Physiologische Verdrängung des sorbierten Ca-ions, Zeitschr. f. Pflanzen, Düng. u. Bodenkunde, Bd. 39, H. 5/6, 1935.
[37] Ellis I. u. Caldwell O., Magnesium clay «solonetz.», Transact. of the Third Intern. Congr. of Soil Science v. 1, p. 348, 1935.
[38] Gehring A. und Wehrmann, Weitere Untersuchungen über Bedeutung des Kalisättigungsgrad des Bodens, Zeitschr. f. Pflanz. Düng. u. Bodenkunde A. Bd. 13, H. 1/2, p. 18, 1929.
[39] Gehring A., Über die Kalk- und Kalisättigungsgrad des Bodens, Zeitschrift. f. Pflanz., Düng. u. Bodenkunde A. Bd. 13, H. 1/2, p. 18, 1929.
[40] Gehring A., Die Bodenabsorption und der Basenaustausch in ihrer Bedeutung für Fruchtbarkeit des Bodens, Handbuch der Bodenlehre, Bd. 8, p. 183, 19 1.
[41] Hogland D. R. a. Martin J. C., Absorption of potassium by plants in relation to replaceable, non-replaceable and soil solution potassium, Soil Science, v. 36, № 1, 1933.
[42] Hogland D. R. a. Martin J. C., Absorption of potassium by plants and fixation by the soil in relation to certain methods for estimating available nutrients, Transact. of the Third Intern. Congr. of Soil Sci., v. 1, p. 99, 1935.
[43] Horner G. H., Relation of the degree of base saturation of a colloidal clay by calcium to the growth, nodulation and composition of soybeans, Univ. of Missouri, Agricult. Exper. Station. Res. Bull., 232, 1936.

[44] Iarusow S. S., On the mobility of exchangeable cations in the soil, Soi Sci., v. 43, № 4, p. 285, 1937.
[45] Jenny H., Studies on the mechanism of ionic exchange in colloidal aluminium silicates, Journ. Phys. Chem., v. 36, p. 2217, 1932.
[46] Jenny H. u. Cowan F., Über die Bedeutung der im Boden adsorbierten Kationen für das Pflanzenwachstum, Zschr. für Pflanz. Düng. u. Bodenkunde. A. 31, 1933.
[47] Joffe I. S. a. Mc Lean H. C., Availability of replaceable cations. Proceed. and papers of the First Internat. Congr. of Soil Sci., v. II, 1927.
[48] Kelley W. P., A general discussion of the chemical and physical properties of alkali Soils, Proceed. and papers of the First Internat. Congr. of soil Science, Commis. V and VI, Washington, 1928.
[49] Kelley W. P., Dore W. H. a. Brown S. M., The nature of the base exchange material of bentonite, soils and zeolits, as revealed by chemical investigation and X-ray analysis, Soil Sci., v. 31, № 1, p. 25, 1931.
[50] Kellner O., Quantitative Bestimmung einiger im Boden vorhandenen assorptiv gebundenen Basen (Kali, Kalk u. Magnesia) und Versuche über die Frage, ob die Pflanze nur gelöste und absorbierte oder auch stärker gebundene unlöslichere Nährstoffe aufnehmen kann, Die Landwirt. Versuch. Stationen, Bd. XXXIII, S. 359, 1886.
[51] Nikiforoff, C. C., The solonetz-like Soils in Southern California, Journ. of the Americ. Soc. of Agronomy, v. 29, № 9, p. 781, 1937.
[52] Nostiz A., Zur Bedeutung der basisch austauschbare Bodennährstoffe für die Pflanzen und über Einwirkung des Kalkes auf die absorbierenden Bodenkörper, Landw. Versuch. Stat. Bd. 103, S. 159, 1925.
[53] Parker F. W. a. Truog E., The relation between the calcium and the nitrogen content of plants and the function of calcium, Soil Sci. v. X, № 1, p. 49, 1920.
[54] Prianischnikow Dm., Zur Kenntnis der Keimungsvorgänge bei *Vicia sativa*, Die Landw. Vers. Stat, Bd. 45, S. 247, 1895.
[55] Schachtschabel P., Aufnahme von nichtaustauschbarem Kali durch die Pflanzen, Bodenkunde und Pflanzenernährung, Bd. 3, H. 1—2, S. 107, 1937.
[56] Schaw Ch. F. u. Kelley W. P., The meaning of the term solonetz, Transact. of the Third Intern. Congr. of Soil Science, v. 1, p. 330, 1935.
[57] Vageler P. u. Alten F., Böden des Nil und Gash, Zschr. f. Pflanz. Düng. und Bodenkunde A. Bd. 21, H. 6, 1931.
[58] Volk N. J., The fixation of potasch in difficultly available form in Soils. Soil Sci. v. 37, № 4, 1934.

E. I. RATNER. ON THE AVAILABILITY FOR PLANTS OF EXCHANGEABLE KATIONS IN CONNECTION WITH CHEMICAL AMELIORATION OF SOILS

SUMMARY

1. The assimilation of exchangeable calcium of the soil by plants is in intimate dependence on the degree of saturation of the soil with the kation and on the composition of other exchangeable kations which accompany calcium in the soil absorbing complex.

2. The availability of exchangeable calcium in the soil drops in direct proportion to decrease in saturation of the soil with this kation and with no dependence on what kation (magnesium, potassium, sodium or hydrogen) replaces it.

3. The influence of different kations on the suppression of availability for plants of exchangeable calcium of the soil when calcium is partially replaced by these kations is expressed by the well known arrangement of Hofmeister: $H < Mg < K < Na$.

4. Suppression of the availability for plants of exchangeable calcium in the soil when it is partially replaced by sodium is so marked that when the soil is highly saturated with sodium (50—60 per cent of the total $Ca + Na$ for chernozem soil) wheat sprouts almost lose their capability of assimilating exchangeable Calcium of the soil; and, if the content of exchangeable sodium is further increased (60—70 per cent of the total $Ca + Na$) they manifest, apparently, a tendency to lose even a part of that calcium which was contained in the seeds.

5. When calcium is replaced by hydrogen, wheat sprouts do not lose their ability to assimilate exchangeable calcium of the soil even in the presence of a high degree of substitution of the soil exchange capacity by hydrogen (80 per cent).

6. When there is a high degree of substitution of exchangeable calcium in the soil by sodium or hydrogen, wheat sprouts experience a great difficulty in developing their root systems.

This fact renders it possible to suppose that in field conditions calcium hunger of young plants may also occur when exchangeable calcium is replaced by hydrogen (soils unsaturated with bases), since the compensation for the low availability for plants of exchangeable calcium through their assimilation of a larger volume of soil substratum must encounter an obstacle because of the weak development of the root system of young plants under these conditions.

Calcium hunger of plants must show in a considerably greater degree in soils enriched with exchangeable sodium [solonetz (alcali) soils] and it must cause, under conditions of high sodium saturation, the death of the young plants.

7. The high limits of exchangeable sodium content in the soil which we have established as endurable by grain crops in previous studies for oats, wheat and barley, now confirmed also for millet in this work, shows a marked fall in the case of plants rich in calcium and needing it in the early stages of their development.

Thus, millet showed no decrease in yield on a soil in which there had been a substitution of 40 per cent of the exchange capacity by sodium, but hemp completely died at an early age; it developed normally, however (even better than on a soil fully saturated with calcium) on a soil containing an equivalent quantity of exchangeable magnesium. and on a soil in which the exchange capacity was only 20 per cent replaced by sodium.

In the same way, a replacement of exchangeable sodium by calcium by the application of gypsum in hor. B_1 of a columnar solonetz (alcaline soil) proved to be considerably more effective in the case of alfalfa (lucerne) than in respect to wheat.

8. An analysis of the plants that were obtained from the experiment with hemp mentioned above, showed on the basis of their content of nutrient substances that under a replacement in the soil of 20 per cent of its exchange capacity by sodium there occurred, just as in the experiments with sprouts, a strong suppression of the availability for plants of exchangeable calcium, a suppression considerably stronger than with an equivalent or even two-fold content of exchangeable magnesium in the soil. The replacement in the soil of exchangeable calcium by sodium showed no negative influence in respect to the introduction of other nutrient substances (nitrogen, phosphorus and potassium); indeed, the content of potassium in the plants was considerably increased in this case, which together with the very slight entrance of calcium into the plant, may be explained by an antagonism to the entrance of these ions into the plant.

Thus, suppression of the utilization by plants of exchangeable calcium of the soil due to enrichment of the latter with exchangeable sodium is a specific character connected with the low mobility of exchangeable calcium in the soil under these conditions and not with suppression of the general ability of plants to assimilate nutrient substances.

9. A laboratory study of the mobility of exchangeable calcium in the soil, in its dependence on the composition of exchangeable kations

accompanying calcium in the soil absorbing complex, has shown that the deductions made on the basis of laboratory experiments with desorbtion may be at essential variance with these deductions made from a study of the reactions of the plant itself (physiologicel desorption). Thus, for example, according to laboratory data, the relative mobility of exchangeable calcium in the soil (in the sense of its ability to expell the kations of a neutral salt) increases in proportion to its replacement by hydrogen and falls in proportion to its replacement by sodium; whereas as experiments with plants show, the relative availability of calcium sharply decreases in both cases.

10. Comparing the results of laboratory experiments on desorption with those from experiments concerning physiological desorption, the conclusion follows that those results corresponding more closely to experiments with plants are obtained with very narrow ratios between the amount of the reagent used in replacement and the exchange capacity of the soil.

11. The availability for plants of exchangeable potassium manifests considerably less dependence on the constituency of exchangeable kations in the soil than does the availability for them of exchangeable calcium. Hydrogen and magnesium, when they replace a considerable part of the exchange capacity of the soil, showed almost no influence on the amount of potassium assimilated by sprouts. It is only exchangeable sodium which, when it in a considerable degree replaces the exchange capacity of the soil, markedly depressed the assimilation by sprouts of the exchange potassium of the soil—though in a lesser degree than it depresses the availability of exchangeable soil calcium under the same conditions. These differences in the behavior between calcium and potassium may be explained on the basis of the different place of these kations in the hydrational scale.

12. The assimilation by plants of the non-exchangeable forms of potassium in the soil which was shown, in our experiments, quite clearly did not manifest any marked dependence on the constituency of the exchangeable kations in the soil (but there was some increase when the soil was enriched with exchangeable sodium).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. И. САКС

ИЗУЧЕНИЕ СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ ПО МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ И УСТОЙЧИВОСТИ К ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХЕ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Автор приходит к выводу, что на данном этапе развития агрофизиологии единственно надежными методами для оценки и браковки сортов пшеницы на морозоустойчивость и засухоустойчивость являются при правильном их применении методы прямого испытания.

Достаточно высокая морозоустойчивость и засухоустойчивость сортов озимой пшеницы являются важнейшими сортовыми свойствами, важнейшими компонентами высокой и устойчивой урожайности сорта во многих зонах Союза, производящих озимую пшеницу; так, например, в условиях юго-востока Воронежской области озимая пшеница повреждается низкими температурами в иные годы осенью еще до ухода под снег (например, в ноябре 1935 г.); в другие годы повреждения от низких температур наблюдаются в конце зимы. Кроме сильных морозов, наблюдающихся в наших условиях часто при недостаточном снежном покрове, в жизни озими большое значение имеет весенняя засуха. Ряд авторов относит юго-восток Воронежской области к засушливой зоне [Шипчинский ([62]), Квасников ([40]), Селянинов и Леонтьевский ([56])].

В Каменной Степи по многолетним данным вероятность недостаточной обеспеченности осадками распределяется по месяцам следующим образом (табл. 1):

Таблица 1

Месяцы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
% вероятности засухи за 40 лет наблюдений	32	54	45	49	52	60	22

Необходимо кроме того подчеркнуть, что зимние осадки (с XII по III) попадают в почву лишь на 20—40% [Басов ([29]), Вильямс ([33])].

Средняя влажность почвы в 75 см слое в засушливые периоды под разными культурами видна из табл. 2.

Таблица 2

Процент влаги к абсолютно сухой навеске

1934 г.		1936 г.		
под яровой пшениц.	под овсом	под озимой пшеницей		
28/V	28/V	28/V	28/VI	8/VII
20.9	21.9	20.6	16.2	14.0

Как видно из табл. 1, в наших условиях особенно характерны майская, августовская и сентябрьская засухи; таким образом при сухой осени, малых запасах зимних осадков (большой сток) майская засуха чувствительна для озимых в наших условиях. Во второй половине мая, когда засуха достигает наибольшей глубины и силы, озимь находится в критической фазе «колосоносное вздутие — колошение». Такое совпадение критического периода по влаге у озимой пшеницы с периодом наибольшей вероятности наступления засухи в нашем районе приводит к определенному снижению урожая озимой пшеницы. Вредоносность засухи усиливается часто неблагоприятной перезимовкой, когда озимь к весне значительно повреждена низкими температурами.

При выведении идеального селекционного сорта озимой пшеницы, например, для нашего района, не предвидится обход культурой вредных низких температур, и достаточно высокая морозоустойчивость на первой стадии развития и отчасти световой (ранней весной) — обязательные качества такого сорта. Несколько иначе обстоит дело с выведением сорта, обходящего майскую засуху. Сдвигая критический период сорта на июнь месяц, т. е. удлиняя несколько вегетационный период, сорт попадает под майскую засуху в менее уязвимой фазе — в конце (весеннего) кущения — в начале трубкования. Такой сорт будет значительно более устойчивым к засухе, так как в июне и июле в наших условиях много шансов на достаточное количество осадков. В таком случае весьма важно иметь возможность регулярно оценивать сорта по засухоустойчивости в период весеннего кущения до начала трубкования. В этой фазе сорта также резко различаются по засухоустойчивости. Сократить длину вегетационного периода озимой пшеницы по сравнению со стандартом нашего района Гостианум 0237 будет менее выгодно, так как в таком сорте мы подставим под майскую засуху период налива зерна, что сильнее снизит урожай, чем при совпадении фазы конца весеннего кущения с засухой.

Таким образом при современной агротехнике в наших условиях хороший селекционный сорт озимой пшеницы должен обладать рядом хозяйственно-ценных признаков, из которых достаточная морозоустойчивость и засухоустойчивость являются важнейшими сортовыми свойствами. В селекционном процессе представляют большие трудности регулярная массовая оценка и браковка сортового материала по морозоустойчивости и особенно засухоустойчивости. Методы большею частью громоздки, часто требуют дорогого оборудования, недостаточно точны и т. п., поэтому внимание многих исследователей было направлено на разработку простых косвенных методов оценки этих сложнейших биологических сортовых качеств—морозо-

устойчивости и засухоустойчивости. При этом, однако, морозоустойчивость и засухоустойчивость часто рассматривались как статические свойства сортов, и взятый автором признак абсолютизировался им, а метод определения превращался автором в универсальный метод определения морозоустойчивости или засухоустойчивости.

Многие авторы предлагали селекционерам для оценки и отбора морозоустойчивых сортов разные признаки, а методы их определения как косвенные методы отбора.

1) Процент общей воды в растениях [Seelhorst (81), Sinz (82) и др.]. Авторы считали, что чем меньше воды в тканях растений осенью, тем морозоустойчивее сорт.

2) Мелкоклетность тканей [Колкунов (4, 5) и др.]. Предполагали, что чем ксероморфнее структура, тем морозоустойчивее сорт.

3) Процентное содержание моно- и дисахаров [Аккерман (64, 65), Товарницкий (23, 24), Лебединцева, Бородина и Бровцына (10), Туманов (25, 27), Мудра (74, 75) и др.].

4) Процент связанной воды [Ньютон (76), Роза (79), Мейер (72), Новиков (12), Лебединцева (9) и др.].

5) Процент сухого вещества в отжатом растительном соке [Ремер, Рудольф и Люг (78), Туманов и Бородина (28), Туманов (25), Мудра (74) и др.].

6) Максимальная сосущая сила семян [Бухингер (66, 67) Пиеску (77) и др.].

Для оценки и отбора засухоустойчивых сортов рекомендовались: 1) анатомические коэффициенты, мелкоклетность тканей [Колкунов (41, 42, 43, 44, 45) и др.]; 2) водный дефицит в листве в условиях засухи [Болсунов и Оселедец (30) и др.]; 3) содержание воды в листве у растений в тургесцентном состоянии и проветриваемость листьев [Литвинов (47, 48), Генкель (35, 36, 37) и соавторы и др.]; 4) максимальная сосущая сила семян [Бухингер (66, 67)] и т. п.

Целый ряд авторов уже сравнительно давно пришел к иным выводам. Так, например, они отрицают возможность определения морозоустойчивости сорта по сахарам [Говоров (3), Рихтер (13), Брокерт (1), Сакс и Бородина (15), Куперман (6), Тимофеева (22) и др.]; возможность оценки и отбора морозоустойчивых сортов озимой пшеницы по проценту сухого вещества в отжатом соке опровергается данными Гаснера и Геце (69) и др.; возражения против бухингеровских данных и его последователей мы находим у Майера (72), Шратца (81), Сказкина (57), Тимофеевой (59) и др.; против прямой связи анатомических коэффициентов с засухоустойчивостью сортов говорят данные Якушкиной и Вавилова (63), Сапегина (55), Васильева (31), Удольской (60) и др.; о невозможности судить о засухоустойчивости сорта по водному балансу листвы говорят данные Сказкина и Цурюпа (58), Нестеровой (52), Ершова (38), Волковой и Руссиян (34), Флерова, Брокерта и Левина (61) и др.; против «связанной воды», как практически ценного критерия морозоустойчивости и засухоустойчивости, говорят данные Веймера (83), Туманова (26), Мартина (70) и др.

В настоящее время считается доказанным, что все перечисленные косвенные методы для селекционной оценки сортов непригодны и не оправдали тех надежд, которые возлагались на них.

Необходимо отметить, что все эти исследования по косвенным методам проводились без должного расчленения на I и II фазы закалки на определенных стадиях индивидуального развития растений.

Стадийное развитие растений при этом не учитывалось. Если же принять во внимание то, что большинство авторов работало с всходами осенью, очевидно, возможно отнести большинство данных к I стадии яровизации.

За последнее время ряд авторов снова пытается свести сложнейшие динамичные биологические сортовые свойства — морозоустойчивость и засухоустойчивость — к какому-либо элементарному простому признаку, часто путем отыскания внешних случайных корреляций, и таким путем дать простой метод селекционной оценки сортов по упрощенным сортовым признакам.

Так, например, Лебедев и Сергеев ([8]), Сергеев ([17, 18, 19]) пытаются, отождествляя в их физиологической основе засухоустойчивость, морозоустойчивость и солеустойчивость, свести оценку сортов по морозоустойчивости и засухоустойчивости к солеустойчивости, определяя последнюю по Бухингеру в семенах. Иванов ([39]) пытается найти прямую корреляцию между морозоустойчивостью проростков семян, их жаростойкостью и сортовой засухоустойчивостью и таким путем свести селекционную оценку сортов по засухоустойчивости к оценке сортовой жаростойкости проростков семян.

Генкель ([37]) считает возможным судить о засухоустойчивости сорта по «функциональной ксероморфности». Автор выдвигает следующее положение: «Наследственный ксероморфизм может совпадать или не совпадать с засухоустойчивостью сорта. Ксероморфизм функциональный будет всегда совпадать с засухоустойчивостью (разрядка моя.— *А. С.*), но будет являться уже не причиной, а следствием». Не останавливаясь на подобном искусственном делении ксероморфизма на наследственный и ненаследственный, мы рассмотрим в данной статье утверждение автора, что по «функциональному ксероморфизму» можно дать оценку сортам по засухоустойчивости.

Медведев ([50, 51]) считает возможным давать селекционную оценку сортам в отношении их к засухе по интенсивности фотосинтеза или, вернее, по депрессии фотосинтеза в отдельные засушливые дни и более длительные периоды.

Все эти вопросы актуальны не только с теоретической точки зрения, но чисто практически; от правильности того или иного ускоренного физиологического метода селекционной браковки сортов, понятно, в сильной степени будет зависеть успех в работе селекционера. Поэтому необходимо с исключительным вниманием относиться к рекомендуемым методам и прежде, чем включить их в практический селекционный конвейер, всесторонне проверить их правильность.

В настоящей статье мы хотим поделиться по вышезатронутым вопросам некоторыми данными, полученными нами в опытах лаборатории агрофизиологии Каменно-Степной селекционной станции за 1934—1937 гг.

Морозоустойчивость и засухоустойчивость сортов

Лебедев и Сергеев ([8, 19]) высказывают мнение, что в своей физиологической основе морозоустойчивость и засухоустойчивость — тождественные явления; в том и другом случае повреждения или гибель растений, по мнению автора, происходят под влиянием солей, концентрирующихся в клеточном соке в условиях засухи и мороза и вызывающих коагуляцию коллоидов протоплазмы. Отсюда, с их

точки зрения, сорта морозоустойчивые должны быть и засухоустойчивыми при условии, если в методике определения засухоустойчивости сорта исключается влияние особенностей корневой системы [Лебедев и Сергеев ([8, 19])]. Авторы прямых экспериментальных данных о прямой связи между сортовой морозоустойчивостью и засухоустойчивостью не приводят и обещают дать их в будущем.

Мы имеем возможность по своим прямым опытам сопоставить морозоустойчивость и засухоустойчивость девяти сортов озимой пшеницы.

Морозоустойчивость определялась нами прямым вымораживанием растений на делянках путем оголения делянок от снега. Учет выживших растений произведен весной через один месяц после начала вегетации и во время созревания. Для иллюстрации приведем лишь средние данные по 1935—1936 гг. Повторность 4—6-кратная, оценка сорта на 200—300 кустах.

На основании всех наших опытов мы сможем данный ассортимент распределить в группы морозоустойчивости следующим образом (табл. 3 и 4):

Таблица 3

Морозоустойчивость сортов озимой пшеницы

Сорта	% живых растений				
	в декабре мин. t°C до —25.9°, учет весной	в январе при t°C до —28°		в марте при мин. t°C до —16.5 С	
		учет весной	учет в спелости	учет весной	учет в спелости
Лютесценс 0329	88	30	20	90	68
Гостианум 0237	82	20	14	91	73
Ферругинеум 03	71	8	6	86	73
Эритроспермум 0917	62	4	4	90	77
Барбаросса 09	59	10	7	89	68
Дюрабль	54	2	1	83	62
Украинка	41	8	5	68	49
Кооператорка	0	0	0	4	2

Таблица 4

Группа относительной морозоустойчивости	В начале зимы	В конце зимы
Наиболее морозоустойчивая	Лютесценс 0329	Лютесценс 0329 Гостианум 0237
Морозоустойчивая	Гостианум 0237 Ферругинеум 03	Эритроспермум 0917 Барбаросса 09
Среднеморозоустойчивая	Дюрабль Эритроспермум 0917 Барбаросса 09	Дюрабль Ферругинеум 03
Маломорозоустойчивая	Украинка	Украинка
Неустойчивая к морозу	Кооператорка	Кооператорка

Соотношение сортов в начале и конце зимы по морозоустойчивости несколько различное, что вполне объяснимо, если исходить из различий стадийного развития и динамики закалки и потери закалки у разных сортов. К весне все сорта снижают свою устойчивость, но разные сорта в разной степени: Лютесценс 0329 и Ферругинеум 03 снижают свою относительную устойчивость к концу зимы в большей мере, чем Гостианум 0237, Барбаросса 09 и Эритроспермум 0917; поэтому последние сорта к концу зимы несколько передвигаются в относительно более устойчивые гурппы. Данное явление сортовой динамики морозоустойчивости отмечено в других районах рядом авторов [Брокерт (1), Тимофеева (22) и др.].

Устойчивость сортов к почвенной засухе нами определялась методом засушника и медленным завяданием в сосудах. По мнению Лебедева и Сергеева (8, 18), если при оценке засухоустойчивости сорта исключить сортовые различия по корневой системе, то обязательно сорта морозоустойчивые должны быть и засухоустойчивыми. Мы считаем, что при оценке сортов по устойчивости к почвенной засухе в сосудах методом медленного завядания безусловно сортовые особенности корневых систем исключены и в сортовых различиях по устойчивости к завяданию влияния не окажут. Исходя из этого, мы считаем целесообразным для проверки вышеуказанного положения Лебедева и Сергеева привести пока лишь данные оценки сортов по устойчивости к засухе в сосудах. В сосудах было оставлено нами по 10 растений, повторность 4-кратная. Засуха воспроизводилась в разных фазах растений: 1) ранняя засуха в фазе — конец весеннего кущения и начало трубкования; 2) средняя засуха в критической фазе — колошения; 3) поздняя засуха воспроизводилась в период налива зерна; обезвоживание почвы за 18—20 дней доводилось до коэффициента завядания. Для иллюстрации приведем лишь данные по развитию растений и почвенных засух по 1935—1936 гг. (фиг. 1).

Прежде чем привести данные по разновременным засухам, отметим, что в 1936 г. почвенные засухи сопровождались напряженными атмосферными условиями.

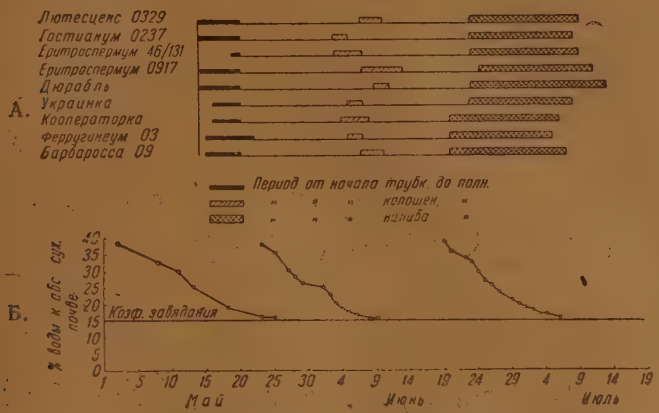
Данные за 1935—1936 гг. по устойчивости сортов по урожаю приведены в табл. 5 и 6.

Таблица 5

Сравнительная устойчивость сортов к медленному завяданию в 1935—1936 гг.

Сорта	Средний урожай зерна на 1 сосуд, в г				Снижение урожая в % от контроля в засухе			Вариац. коэффициент продуктивности
	контроль	Засуха			ранн.	средн.	поздн.	
		ранн.	средн.	поздн.				
Лютесценс 0329 . .	12.32	10.46	4.91	11.57	15	60	6	342
Гостианум 0237 . . .	11.90	9.43	7.03	11.98	21	41	+1	233
Ферругинеум 03 . .	10.57	8.53	2.29	9.67	19	78	8	512
Эритроспермум 0917	8.63	8.83	4.49	8.74	12	43	+1	240
Барбаросса 09 . . .	11.15	11.13	5.59	10.79	1	50	3	280
Эритросперм. 46/131	10.42	9.35	6.09	—	10	42	—	261
Дюрабль	8.96	6.80	3.26	7.30	24	64	19	366
Украинка	9.99	7.15	5.62	9.77	28	44	5	261
Кооператорка . . .	11.79	7.69	4.91	—	35	58	—	28

При характеристике сорта по засухоустойчивости мы считаем нужным иметь три показателя по хозяйственно-ценному продукту урожая. Первый показатель — абсолютная высота урожая сорта в разных засухах (в граммах на сосуд); однако высота продуктивности, являющейся практически наиболее важным показателем, не может полностью охарактеризовать сортотип. Значительно дополняют эту характеристику сорта вариационный коэффициент продуктив-



Фиг. 1. А. Развитие сортов по фазам в 1936 г. Б. Развитие почвенной засухи в 1936 г.

ности и его расшифровка путем выявления степени снижения урожая в разных засухах (депрессия урожая). Наименьший вариационный коэффициент продуктивности говорит о большой устойчивости урожая в засухах, о большой засухоустойчивости.

Из этих данных видно, что наиболее вредоносной оказалась «средняя» засуха, совпавшая по всем сортам с фазой колошения (табл. 5 и 6 и фиг. 1). Следующей засухой по большей вредоносности у большинства сортов оказалась «ранняя» засуха и наименее вредоносной была почвенная засуха в период налива зерна.

В ранней засухе и поздней засухе у ряда сортов снижения урожая зерна практически не наблюдалось, как, например, у Эритроспермум 0917, Гостианум 0237 и отчасти у Барбароссы 09.

Из табл. 6 видно, что под влиянием засухи, совпавшей с периодом налива зерна, мы имеем у ряда сортов увеличение урожая соломы. Под влиянием той же засухи мы имеем снижение веса 1 000 зерен и в результате этого — снижение общего веса зерна. Таким образом, очевидно, под влиянием поздней засухи часть пластических веществ, при нормальном увлажнении мобилизуемых для нормального налива зерна, законсервировалась в условиях поздней засухи в соломе, и вес соломы возрос, а зерно оказалось более щуплым.

Структура урожая под влиянием засух изменяется у разных сортов несколько различно, и самые варианты засух, совпадая с разными фазами растений, имеют несколько специфическое влияние на элементы продуктивности сорта.

В табл. 7 приводим анализ основных элементов продуктивности растений.

Таблица 6

Сравнительная устойчивость сортов к медленному завяданию в 1935—1936 гг.

Сорта	Средний урожай соломы на 1 сосуд в засухе, в г				Снижение урожая в % от контроля в засухе		
	контроль	ранней	средней	поздней	ранн.	средн.	поздн.
Лютесценс 0329	21.67	20.48	14.29	23.54	5	34	+ 9
Гостианум 0237	19.60	16.43	14.93	20.62	12	24	+ 5
Ферругинеум 03	22.19	18.47	19.90	21.73	17	10	12
Эритроспермум 0917 . .	19.69	21.04	14.88	20.19	+ 7	24	+ 3
Барбаросса 09	21.35	21.21	16.88	23.08	1	21	+ 8
Эритроспермум 46/131 .	19.92	18.40	16.45	—	8	17	—
Украинка	17.17	13.70	12.81	17.70	20	25	+ 3
Кооператорка	20.19	14.68	16.12	—	27	20	—

Как видно из табл. 7, под влиянием засух у всех сортов наиболее сильно вариирует число зерен на один колос. Средняя засуха, совпадающая с критическим периодом сортов, вызывает колоссальную череззерницу. Зерно не развивается главным образом в верхних и нижних колосках колоса. В это же время мы видим, что в средней засухе вес 1 000 зерен не падает, а иногда даже увеличивается; последнее объясняется тем, что при большой череззернице оставшиеся в колосе в меньшем количестве зерна лучше питаются и налив более полон. Катастрофическое падение урожая в условиях засухи, совпадающей с критическим периодом сортов, вызывается именно в первую очередь колоссальной череззерницей. В условиях подобной засухи несколько снижается также колосоносность и длина колоса, что также отрицательно влияет на урожай зерна. В условиях засух сильнее страдают репродуктивные органы, чем вегетативные, и особенно в средней засухе; в результате имеем резкое увеличение коэффициента отношения соломы к зерну. Снижение веса 1 000 зерен наблюдается не только в поздней засухе, но и в ранней, но причины этого явления несколько различные. Если в условиях поздней засухи вес 1 000 зерен снижается из-за худшего налива зерна главных стеблей, то в условиях ранней засухи снижение веса 1 000 зерен вызывается у многих сортов появлением подгона (после полива), дающего обычно более щуплое зерно; зерно подгона часто даже не успевает нормально вызреть.

Переходя к сравнительной характеристике сортов по засухоустойчивости и морозоустойчивости, мы сможем основные выводы представить в виде табл. 8.

Из табл. 8 видно, что морозоустойчивость и засухоустойчивость не обязательно связаны в сорте. Мы имеем, например, в Лютесценс 0329 сорт весьма морозоустойчивый, но по засухоустойчивости он стоит ниже среднего; в Дюрабле имеем сорт средне морозоустойчивый, но ниже среднего или даже мало засухоустойчивый; в Ферругинеуме 03 имеем морозоустойчивый сорт, и в то же время он мало засухоустойчив. С другой стороны, в ряде сортов мы имеем сочетание хорошей морозоустойчивости с засухоустойчивостью, например, у Гостианум 0237 и др. Из этих данных ясно, что положе-

Таблица 7

Изменения в элементах продуктивности под влиянием засух в 1935—1936 гг.

Сорта	Колосоносность				Ср. длина колоса, в мм				Ср. число зерен на 1 колос				Вес 1 000 зерен, в г				Отношение соломы к зерну			
	контроль	засуха			контроль	засуха			контроль	засуха			контроль	засуха			контроль	засуха		
		ранн.	средн.	поздн.		ранн.	средн.	поздн.		ранн.	средн.	поздн.		ранн.	средн.	поздн.		ранн.	средн.	поздн.
Лютесценс 0329	2.8	2.9	2.0	2.0	73	69	64	74	18.2	15.7	9.7	19.4	24.07	22.93	25.27	19.59	1.76	1.96	2.90	2.04
Гостианум 0237	3.2	3.2	3.0	3.2	58	54	52	58	13.5	10.7	7.7	14.7	27.59	26.71	29.79	25.95	1.65	1.74	2.12	1.72
Ферругинеум 03	2.5	2.6	2.4	2.7	59	61	62	59	14.6	11.0	3.0	13.7	28.72	27.69	31.62	25.82	2.10	2.17	8.69	2.25
Эритроспермум 0917	2.2	2.9	1.7	2.4	64	73	68	—	12.0	10.9	9.4	15.4	28.53	28.11	0.96	25.23	2.28	2.38	3.01	2.16
Барбаросса 09	2.7	3.2	2.5	2.7	71	74	64	69	15.0	12.4	7.9	14.3	27.37	25.80	28.19	24.07	1.91	1.91	3.02	2.14
Эритроспермум 46/131	2.8	2.9	2.7	—	66	64	60	—	12.6	11.6	7.0	—	28.07	26.62	30.12	—	1.91	1.97	2.70	—
Дюрабль	3.2	2.6	2.4	2.5	73	61	60	66	9.0	9.5	11.6	12.1	28.45	26.60	28.31	23.59	2.07	2.48	5.60	2.34
Украинка	1.9	1.7	1.6	2.1	66	61	67	63	16.1	14.2	9.8	14.9	32.38	29.02	35.24	28.39	1.72	1.92	2.28	1.87
Кооператорка	2.1	1.9	2.0	—	68	61	53	—	16.5	12.5	7.7	—	33.95	32.95	38.89	—	1.71	1.91	3.30	—

Таблица 8

Сравнительная оценка сортов по морозо- и засухоустойчивости

	Сравнительная морозоустойчивость		Сравнительная засухоустойчивость			По вариационному коэффициенту продуктивности
	в начале зимы	в конце зимы	продуктивность в засухе			
			ранней	средней	поздней	
Лютесценс 0329	Наибол. устойч.	Наибол. устойч.	Высокая	Ниже среднего	Высокая	Ниже среднего
Гостианум 0237	Устойчивая	» »	Средняя	Высокая	»	Устойчивая
Ферругинеум 03	»	Среднеустойчив.	Ниже среднего	Малая	Ниже среднего	Малоустойчив.
Эритроспермум 0917 . . .	Среднеустойчив.	Устойчивая	» »	Ниже среднего	Малая	Устойчивая
Барбаросса 09	»	»	Высокая	Средняя	Средняя	Среднеустойч.
Эритросперм. 46/131 . . .	»	—	Средняя	»	—	»
Дюрабль	»	Среднеустойчив.	Малая	Малая	Малая	Ниже среднего
Украинка	Малоустойчив.	Малоустойчив.	»	»	Ниже среднего	Среднеустойч.
Кооператорка	Неустойчив.	Неустойчив.	»	Средняя	—	Ниже среднего

ние Лебедева и Сергеева ([8, 15]) о тождественности явлений морозо- и засухоустойчивости, о том, что сорта морозоустойчивые будут обязательно и засухоустойчивы, нашими данными не подтверждается.

Жаростойкость проростков семян и засухоустойчивость

Как мы уже отметили выше, Иванов ([39]) пытается свести засухоустойчивость к жаростойкости проростков семян; автор находит это положение правильным в пределах «родственных биологических групп». Однако, испытывая ряд сортов озимой пшеницы, автор не мог подтвердить своего положения. Кроме того считаем большой ошибкой у автора то, что он не определял засухоустойчивости сортов, а брал лишь характеристику Госсортосети. Известно, что Госсортосеть считает засухоустойчивыми сортами те, которые являются достаточно урожайными в засушливых районах; однако урожай сорта в этих районах определяется далеко не одной засухоустойчивостью сорта; сорт может оказаться скороспелым и уйти благодаря этому от летних засух. Такой сорт вовсе не засухоустойчивый, но может оказаться вполне урожайным. Далее автор говорит о засухоустойчивости вообще, не конкретизируя типа засухи; засухоустойчивость в условиях Западной Сибири, Саратова или Одессы — разные понятия, и известно, что абсолютно засухоустойчивых сортов, устойчивых против всех типов засух во всех фазах, не существует. На основании характеристики Госсортосети автор объединяет сорта Китченер и Мильтурум 0321 как неустойчивые к засухе, как «влаголюбивые». На самом же деле при прямых испытаниях (у нас 3-летние опыты) Мильтурум 0321 и отчасти Китченер являются одними из наиболее устойчивых к ранней, весенней, засухе сортов. К поздней засухе Мильтурум 0321 — один из наименее устойчивых сортов.

Имея оценку своих сортов по морозоустойчивости и засухоустойчивости (в прямом смысле этого слова), нам представлялось интересным проверить на данном же ассортименте жаростойкость проростков семян.

Для опыта взяты семена, выращенные в строго сравнимых условиях 1936 г. Определения сделаны на 50 зернах с 3-кратной повторностью. Семена намачивались 4 часа при t° воды 16—18° С, проращивались при 18° С 17 часов; после этого семена помещались в пробирки. Необходимая температура для испытания жаростойкости семян создавалась в водяных банях, куда помещались пробирки на 40 минут. После этого определялся обычным путем процент всхожих зерен в каждой пробе (учет на 8-й день проращивания). Результаты испытаний жаростойкости проростков семян приводятся в табл. 9.

Как видим, сортовые различия по жаростойкости проростков семян значительны и не только между разновидностями, но и в пределах одной разновидности (например, Эритроспермум). Гибель проростков семян началась с 48° С, и сорта распадаются на давшие гибель (от 7 до 10%) и не давшие гибели проростков; к первым относятся Гостианум 0237, Дюрабль, Эритроспермум 0917, Украинка. Остальные оказались более устойчивыми. При 50° С наименее устойчивыми оказались Кооператорка, Эритроспермум 46/131 и Гостианум 0237 (гибель от 20 до 25%). Наибольшую стойкость показали Цезиум 0111, Мильтурум 0321, Украинка и Ферругинеум 03; остальные сорта промежуточные — Лютесценс 0329, Барбаросса 09 и Дюрабль. При 52° С гибель резко возросла у всех сортов. Наименее жаростойкими

Таблица 9

Жаростойкость проростков семян

Сорта	Средний % живых зерен					Общая оценка
	контр.	46°С	48°С	50°С	52°С	
Лютесценс 0329	100	98	98	83	4	Малоустойчивая
Гостианум 0237	100	97	91	80	0	»
Ферругинеум 03	98	—	96	95	33	Наиболее устойчивая
Эритроспермум 0917	100	98	91	96	17	Среднеустойчивая
Барбаросса 09	100	98	99	86	5	Малоустойчивая
Эритроспермум 46/131	100	98	97	76	15	Среднеустойчивая
Дюрабль	100	96	90	86	8	Малоустойчивая
Украинка	100	95	93	94	45	Наиболее устойчивая
Кооператорка	100	100	100	75	17	Среднеустойчивая
Мильтурум 0321	95	95	85	90	6	Ниже среднеустойчивая
Цезиум 0111	95	95	95	93	7	» »

с гибелью проростков от 90 до 100% оказались Гостианум 0237, Лютесценс 0329, Барбаросса 09 и Дюрабль. Наиболее жаростойкими были (гибель от 55 до 67%) Украинка и Ферругинеум 03; среднежаростойкими и ниже среднего (гибель от 80 до 89%) оказались Эритроспермум 46/131, Эритроспермум 0917, Кооператорка и яровые Цезиум 0111 и Мильтурум 0321.

Сопоставляя полученные данные по сортовой жаростойкости проростков семян с засухоустойчивостью сортов, мы не можем констатировать закономерной связи в этих сортовых свойствах. Наиболее засухоустойчивый сорт Гостианум 0237, а отчасти и Лютесценс 0329 оказались наименее жаростойкими по проросткам семян. Наименее засухоустойчивая Ферругинеум 03 оказалась наиболее жаростойкой. По некоторым сортам в то же время имеется совпадение между оценкой по жаростойкости проростков и засухоустойчивости; например, у Эритроспермум 46/131 и Дюрабля. Таким образом в сорте можем иметь самые разнообразные сочетания между жаростойкостью проростков семян и засухоустойчивостью сорта. Кроме того необходимо все время иметь в виду, что соотношение сортов по засухоустойчивости (в прямом смысле слова) значительно меняется в разных фазах и стадиях развития растений (см. таблицу). Иванов [39] считает, что прямая корреляция между жаростойкостью проростков и засухоустойчивостью растений всегда имеет место «в пределах родственных биологических групп». У нас имеется в испытании 5 сортов одной и той же разновидности (Эритроспермум 0917, 46/131, 0348 — Дюрабль, 0246 — Украинка, 0194 — Кооператорка), и все же такой прямой корреляции мы не находим.

Очевидно, и среди яровых пшениц эта связь не такая простая. У нас испытаны на жаростойкость два яровых сорта — Цезиум 0111 и Мильтурум 0321; они по жаростойкости проростков в сущности одинаковы, а по засухоустойчивости растений они по нашим 3-летним испытаниям значительно различаются.

Если Цезиум 0111 можно охарактеризовать в разных фазах как средне засухоустойчивый сорт, то Мильтурум 0321 является исключительно засухоустойчивым в фазе кущения и весьма неустойчивым к поздней засухе в фазе колошения и начала налива.

Таким образом приходим к заключению, что положение, выдвинутое Ивановым [39] о том, что «между жаростойкостью проростков

семян сорта и засухоустойчивостью сорта существует прямая корреляция» и что эта закономерность «может быть использована в селекционных целях при подборе пар для скрещивания» (стр. 89), является ошибочным.

«Функциональный» ксероморфизм и засухоустойчивость сорта

Как мы отметили выше, проф. Генкель ([37]) делит ксероморфизм растений на «наследственный» и «функциональный». Под последним автор подразумевает приобретенный ксероморфизм в силу определенных условий среды и способности генотипа закаляться к засухе. Из работы Туманова ([25, 26]), Сакса ([54]) и др. известно, что при выращивании растений в условиях недостаточного увлажнения они становятся более ксероморфными. Генкель находит, что проф. Колкунов не учитывал возможности изменений анатомической структуры под влиянием условий среды и, отбирая в поле, например, после засухи сохранившиеся лучшие корни свеклы, он всегда находил соответствие между мелкоклеточностью этих растений и их лучшим развитием в условиях засухи. Генкель считает, что в этих случаях проф. Колкунов имел дело с «функциональным» ксероморфизмом, а не «наследственным». Отсюда проф. Генкель ([37]) считает возможным выдвинуть следующее положение: «Наследственный ксероморфизм может совпадать или не совпадать с засухоустойчивостью сорта. Ксероморфизм функциональный будет всегда совпадать с засухоустойчивостью, но будет являться уже не причиной, а следствием» (стр. 317). Следовательно, если растениям дать длительно засушливые условия и затем учесть анатомические коэффициенты, мы найдем, по мнению Генкеля, всегда соответствие между степенью ксероморфности и засухоустойчивостью. С целью проверки положения проф. Генкеля мы проанализировали некоторые анатомические коэффициенты у испытывавшихся нами на засухоустойчивость сортов. Анализу подвергались серия оптимального увлажнения и серия длительной почвенной засухи. Ксероморфность при оптимальном увлажнении может считать, по Генкелю, «наследственным ксероморфизмом», а при длительной засухе — «функциональным».

В анализе нами взят на главном стебле второй лист сверху, полностью сформировавшийся в условиях засухи. Листья фиксировались спиртом. Анализировалась нижняя сторона правой половины листа на 1/3 длины листа от основания. На каждом срезе делалось 5 подсчетов, а всего проанализировано с каждого варианта по 15 листьев; таким образом среднее арифметическое выведено из 75 цифр. Определено число устьиц в поле зрения микроскопа, длина устьиц и длина нерватуры в поле зрения микроскопа. Учет произведен микроскопом Лейц-Ветцлар (окуляр-микрометр 2, объектив 3а и 7); длина нерватуры определялась после зарисовки (рисовальный аппарат Zeiss'a) курвиметром.

По указанным трем анатомическим показателям получились вполне согласованные данные, поэтому приведем лишь число устьиц в поле зрения микроскопа (табл. 10).

При оптимальном увлажнении наиболее ксероморфным необходимо считать Эритроспермум 46/131; наименее ксероморфны — Барбаросса 09 и Украинка; среднее положение занимают Гостианум 0237, Эритроспермум 0917 и Кооператорка. Сопоставляя эту группировку сортов по ксероморфности с характеристикой по засухоустойчивости (табл. 8 и 10), мы никакого соответствия не находим. Под влия-

Таблица 10

Число устьиц в поле зрения микроскопа

Сорта	Оптимальн. увлажнен.		Засуха	
	абс.	%	абс.	%
Гостианум 0237	106	100	113	107
Ферругинеум 03	100	100	108	108
Эритроспермум 0917	105	100	129	123
Барбаросса 09	91	100	99	109
Эритроспермум 46/131	113	100	111	98
Украинка	92	100	96	104
Кооператорка	102	100	110	108

нием засухи ксероморфность всех сортов возросла, но не в одинаковой степени. По «функциональной» ксероморфности (по терминологии Генкеля) наиболее ксероморфным после перенесения засухи оказался Эритроспермум 0917; наименее ксероморфны — Барбаросса 09 и Украинка; среднее положение занимают Гостианум 0237, Ферругинеум 03, Эритроспермум 46/131 и Кооператорка. Сопоставляя данную группировку соротов по «функциональной» ксероморфности с оценкой этих же сортов по засухоустойчивости (табл. 8 и 10), мы снова вынуждены отметить отсутствие совпадения характеристик сортов. Таким образом предположения (ибо экспериментов он не приводит) проф. Генкеля нашими данными по озимым пшеницам не подтверждаются.

Фотосинтез и засухоустойчивость сортов

Фотосинтез является одним из основных процессов жизни зеленого растения и является важнейшим (но не единственным) процессом создания урожая. Исходя из этого, может с первого взгляда казаться возможным по одному лишь процессу фотосинтеза у сорта судить об устойчивости сорта к неблагоприятным условиям среды и в частности к засухе. На основании некоторых экспериментов Медведев ([50, 51]) пришел к такому выводу, что по интенсивности фотосинтеза и по депрессии фотосинтеза в отдельные засушливые дни или периоды можно судить о засухоустойчивости сорта, что между интенсивностью фотосинтеза в засухе и засухоустойчивостью сорта прямая корреляционная связь, и автор предлагает этот метод для селекционной оценки сортов по засухоустойчивости.

В лаборатории КССОС проводились в течение ряда лет опыты

Устойчивость сортов мягкой

Сорта	Каталог ВИР	Происхождение	Скороспелость группы	Урожай	
				контроль	
				г	%
Эритроспермум 0841	21967	Саратов	Скороспелые	118	10
Грекум 0283	13001	Казахстан	»	84	100
Ферругинеум сиб.	15620	Иркутск	»	136	100
Эритроспермум Новинка	—	Пушкин	»	111	100
Цезиум 0111	—	Зап. Сибирь	Среднеспелые	147	100
Маркиз-Лютесценс	—	Канада	»	172	100

по изучению в сортовом разрезе процесса ассимиляции в связи с засухой. Из всех опытов вывод определенный, что между процессом ассимиляции и устойчивостью сорта к почвенной засухе связь не такая простая и свести полностью процесс сортовой засухоустойчивости к устойчивости хода или интенсивности процесса ассимиляции у сорта невозможно даже в пределах близких родственных биологических групп, где эту связь, надо полагать, было бы легче обнаружить. Для примера приведем некоторые данные по мягкой пшенице (табл. 11 и 12) (данные вегетационного опыта Федосеевой, 1934 г.). Медведев определял интенсивность ассимиляции видоизмененным методом половинок Сакса.

В наших опытах определения интенсивности фотосинтеза произведены газометрическим методом с поглотителями Красносельской-Максимовой и Ордояна.

В анализ брались листья определенного этажа и примерно одинакового размера. «Ранняя» засуха воспроизводилась в фазе кущения сортов (в разное время для разных групп сортов), «средняя» засуха — в период перед колошением каждого сорта. Почвенная засуха во всех случаях воспроизводилась так же, как для озимых пшениц (см. выше).

В ранней засухе сорта по продуктивности расположились в следующий нисходящий ряд (табл. 11): Маркиз, Эритроспермум 0841, Ферругинеум Сибирикум, Цезиум 0111, Грекум 0283, Новинка. В средней засухе они расположились в следующий нисходящий ряд: Цезиум 0111, Эритроспермум 0841, Ферругинеум Сибирикум, Маркиз, Новинка, Грекум 0283.

Располагая же эти сорта по интенсивности фотосинтеза (поглощено CO_2 в мг в 1 час на каждый грамм сухой массы листа), мы получаем следующее: в ранней засухе в утренние часы — Грекум 0283 (7.25), Эритроспермум 0841 (6.75), Цезиум 0111 (4.50), Сибирикум (3.80), Маркиз (2.30), Новинка (2.00); в средней засухе в утренние часы — Грекум 0283 (4.62), Сибирикум (4.45), Новинка (3.75), Эритроспермум 0841 (2.50), Цезиум 0111 (2.00), Маркиз (1.62). В полдень (в 13—14 час.), в часы максимального напряжения атмосферных факторов, мы имеем следующее расположение сортов по интенсивности фотосинтеза в ранней засухе: Грекум 0283 (5.15), Цезиум 0111 (2.69), Эритроспермум 0841 (2.47), Сибирикум (2.00), Маркиз (2.00), Новинка (1.60); в средней засухе — Сибирикум (5.44), Маркиз (2.59), Но-

Таблица 11

пшеницы к почвенной засухе

зерна 100 растений				Сравнит. продуктивность в			Устойчив. продуктивности в	
ранняя засуха		средняя засуха		контроле	ранней засухе	средней засухе	ранней засухе	средней засухе
г	%	г	%					
83	70	74	62	Средн.	Вышеср.	Высокая	Устойч.	Устойч.
50	59	16	19	Низкая	Низкая	Низкая	Средняя	Неустойч.
87	64	57	42	Вышеср.	Вышеср.	Вышеср.	Вышеср.	Вышеср.
50	38	45	34	»	Низкая	»	Неустойч.	Средняя
79	55	81	56	»	Средняя	Высокая	Средняя	Устойч.
109	64	56	33	Высокая	Высокая	Вышеср.	Вышеср.	Средняя

винка (0.93), Цезиум (0.28), Эритроспермум 0841 (выделяет CO_2), Грекум 0283 (выделяет CO_2).

Сопоставляя эти ряды продуктивности сортов в условиях временного недостатка влаги в почве (22% от полной капиллярной влагоемкости) и ряды интенсивности фотосинтеза в тех же условиях, мы не можем констатировать параллелизма, необходимого для того, чтобы признать вариирование интенсивности фотосинтеза за критерий, характеризующий полностью устойчивость сорта к недостатку влаги в почве. Сопоставим еще ряды депрессии продуктивности сортов в условиях недостатка влаги и депрессии интенсивности фотосинтеза в тех же условиях. Как видно из табл. 12, и в этих показателях нет той закономерной связи, какая должна бы иметь место, если бы интенсивность фотосинтеза и вариирование этого процесса в условиях недостатка влаги в почве лежали в основе засухоустойчивости сорта, как процесс, определяющий стойкость сорта.

Таблица 12

Депрессия продуктивности и интенсивности фотосинтеза в % от контроля под влиянием засухи

Фаза растений	Время дня	Депрессия	Эритроспермум 0841	Грекум 0283	Феррругинеум Сиб.	Новинка	Маркиз	Цезиум 0111
Полное кущение (ранняя засуха)	В утренние часы	Фотосинтеза . .	0.6	+31.0	3.1	28.5	51.0	5.0
	В полдень	То же . .	5.8	+61.0	40.2	55.6	6.3	6,8
		Продуктивности . .	30	41	36	62	36	45
Перед колошением (средняя засуха)	В утренние часы	Фотосинтеза . .	80.8	56.6	9.6	29.6	35.2	5.2
	В полдень	То же .	выдел. CO_2	выдел. CO_2	+87.5	78.1	+29.4	90.4
		Продуктивности . .	38	81	58	66	67	44

О прямых испытаниях сортов на морозо-засухоустойчивость

На данном этапе развития агрофизиологии единственно надежными методами для оценки, браковки сортов на морозоустойчивость и засухоустойчивость являются при правильном их применении методы прямого испытания. Эти методы заключаются в воспроизведении в динамике определенных вредных комплексов, испытании правильно закаленных на определенных стадиях развития растений сорта с последующей диагностикой степени вредного влияния этих условий на количество и качество хозяйственно-ценного продукта. Одновременно для более глубокого познания природы и качественной стороны различной сортовой устойчивости, выявления главных слагаемых определенного типа сортовой устойчивости должны изучаться изменения в важнейших физиологических процессах и анатомических показателях и признаках в условиях закалки на определенных стадиях развития и в условиях вредных комплексов сортовой оценки, что позволит в конце концов выявить патологические стороны в важнейших физиологических процессах и те сочетания патологических процессов, которые лежат в основе определенного типа повреждения или

гибели растений сорта. Только разработав патологическую физиологию этих явлений, можно научно обоснованно, а не на основании формальных корреляций дать ускоренные простые физиологические, анатомические и т. п. методы сортовой оценки на морозо-засухоустойчивость.

Лучшим показателем правильности того или иного метода сортовой оценки является то, насколько данный метод находит успешное приложение в практической селекции.

Как известно, в практической селекции находят теперь уже широкое применение только прямые методы ускоренной оценки сортов. Однако эти прямые испытания сортов могут тоже дать ложный ответ при неправильном их применении. Ошибки могут возникнуть как в подготовке растений к испытанию, так и в самых испытаниях. В этих работах необходимо иметь в виду, что неправильно будет ориентировать селекционную оценку сортов на устойчивость к крайне утрированным засухам и морозам без учета современного уровня агротехники в данных условиях, так как все более развивающаяся социалистическая агротехника позволяет и позволит смягчить эти вредные комплексы условий произрастания с.-х. растений, что сильно облегчает труд селекционера по созданию высокопродуктивных, высококачественных культурных сортов. Селекционер, создавая себе проект идеального сорта для данного района, имеет как условия к этому проекту стандартный сорт данного района, с одной стороны, и те конкретные районные условия поля (включая агротехнику, погоду и т. д.), создающие какие-то узкие места к высокой продуктивности и качеству продукции для этого стандартного сорта,— с другой. Селекционер, зная по данным агрофизиологии динамику потребностей и устойчивости сорта в определенных фазах и стадиях развития, учитывая определенный уровень агротехники и динамику погодных условий данного района, должен создать идеальный районный сорт с такой динамикой потребностей, при которой на данном уровне агротехники периоды наибольшей чувствительности к вредным комплексам совпадали бы с периодами наибольшей обеспеченности поля необходимыми сорту условиями роста и развития растений. Эту увязку проекта идеального районного сорта с конкретными полевыми условиями района и необходимо всегда иметь в виду в ускоренной оценке сорта на конкретную районную, а не абстрактную морозо- или засухоустойчивость. Конкретные районные особенности приходится особенно тщательно контролировать при ускоренных оценках сортов в искусственных условиях как в части подготовки растений к испытанию по стадийному развитию растений, развитию и потере закалки на определенных стадиях, так и в тех предельных температурах вымораживания сортового материала и типах засух, которые характерны для полей при данной агротехнике данного района, не забывая при этом возможных отклонений как возможных крайностей.

Имея ряд опытных данных, говорящих о необходимости корректировки ряда прямых методов селекционных оценок сортов, мы хотим в данной статье кратко поделиться и этими замечаниями.

Оценка сортов на морозоустойчивость

Наравне с вполне совершенными методами прямой оценки сортов с искусственным воспроизведением холода холодильными машинами, ледосоляным охлаждением, находят применение менее совершенные

варианты использования естественного холода. Мы остановимся на двух вариантах использования естественного холода: 1) вымораживание растений на оголенных в разное время делянках и 2) вымораживание растений без почвы или пикированными пучками.

Первый вариант уже сравнительно давно применялся в селекционных и физиологических работах на Безенчукской опытной станции (Чехович, 1926 и последующие годы), на Белорусской станции [Сакс и Бородина (15)], на некоторых украинских станциях [Ваценко (2)], на Саратовской станции [Салтыковский (16)] и т. д. Метод заключается в том, что растения выращиваются в типичной для района полевой обстановке и во время испытания растения оголяются и промораживаются до определенной температуры на глубине узла кущения (следят за температурой по специально установленным термометрам), после чего растения засыпаются снова снегом. Диагностировать степень поврежденности сортов можно в зависимости от условий или немедленно после промораживания (отращивать в оранжереях), или весной через месяц после начала вегетации учесть поврежденность разных сортов и другую серию обязательно доводить до урожая, с учетом изреживания за лето, а также с учетом явления «бесплодия» и сравнительной продуктивности. Последнее исключительно важно в связи с тем, что, с одной стороны, гибель от морозных повреждений не заканчивается весной [Салтыковский (16)], с другой стороны, не все морозные повреждения приводят к полному отмиранию растений; часто даже незначительные повреждения без изреживания сказываются все же в последующем на продуктивности растений [Салтыковский (16), Куперман и Кучерявая (7) и др.]. Для иллюстрации приведем некоторые данные в табл. 13.

Таблица 13

Влияние незначительных морозных повреждений (без выпадения кустов) на продуктивность растений

Сорта	Средний урожай зерна на 1 сосуд, в г		Снижен. урож. повреждд. в % от контроля
	контроль	с морозн. повредж.	
Лютесценс 0329 . .	12.82	10.63	13.7
Гостианум 0237 . . .	11.90	11.25	5.5
Эритроспермум 0917	8.63	6.98	19.1
Дюрабль	8.96	8.03	10.4
Украинка	9.99	8.17	10.3
Барбаросса 09 . . .	11.15	10.77	3.4

Растения выращивались при оптимальном увлажнении. Как видим, повреждения растений, даже не приводящие к гибели отдельных растений, все же снижают продуктивность, причем у разных сортов в разной степени.

Сравнительная же продуктивность является основным критерием оценки сорта. За летний период в поле может накладываться целый ряд дополнительных влияний (засуха, инфекционные заболевания, энтомовредители и т. п.), что необходимо иметь в виду и для некоторой детализации целесообразно иметь непромороженную серию как контроль.

Мы хотим в данном методе обратить внимание на значение повреждений листвы озимей. При полной очистке делянок от снега всегда сильно повреждается листва растений; эти механические повреждения, по мнению Салтыковского и др., не имеют влияния на результат оценки сортов на морозоустойчивость. Хотя экспериментальных данных авторы не приводят, все же в литературе сложилось такое мнение.

Наши данные говорят об обратном, именно, что механические повреждения надземной массы замерзших растений приводят к увеличению гибели растений, причем у разных сортов в разной степени (табл. 14).

В данных опытах поломка растений была произведена перед самым уходом под снег сплошным утаптыванием (в обуви без каблуков). Очистка делянок при вымораживании производилась в декабре с оставлением снега толщиной 5—6 см в обеих сериях. Как видим, в оба года сильно возросла гибель растений, имевших значительные механические повреждения листвы. В 1936 г. температура (13.1° С) была слишком высокой для озимых пшениц СССР, но зато на иностранных, менее морозоустойчивых сортах мы получили тот же результат.

На основании этих наблюдений мы считаем целесообразным во избежание механических повреждений листвы при очистке делянок от снега оставлять 5—6 см снега, но зато промораживать дольше, добиваясь необходимой температуры почвы на глубине узла кущения (по критической температуре стандартного сорта).

Таблица 14

Влияние поломки замерзшей листвы озимой пшеницы на ее морозоустойчивость (% погибших растений)

Сорта, страна и каталог ВИР	Испытание			
	В дек. 1935 г. при —22.3°С		в дек. 1936 г. при —13.1°С	
	без поломки	поломка 24. XI при —8°С	без поломки	поломка 24. X при —5.3°С
Лютесценс 0329	12	85	0	0
Гостианум 0237	18	95	0	0
Эритроспермум 46/131	45	100	0	0
Дюрабль	46	100	0	0
Украинка	59	100	0	0
Кооператорка	100	100	0	0
Ферругинеум 03	29	100	0	0
Афганистан 12718	—	—	2	80
Голландия 25162	—	—	7	89
Германия 13299	—	—	0	88
Испания 20627	—	—	87	100
Италия 24410	—	—	61	100
Индия 23557	—	—	0	63
Венгрия 26157	—	—	0	8
Швейцария 24679	—	—	0	85
Китай 5475	—	—	0	31
Франция 6005	—	—	79	100

Влияние зимних механических повреждений листвы на морозоустойчивость сортов озимой пшеницы требует безусловно более детального изучения.

Приводя изложенные данные, мы пока воздерживаемся от более детальных объяснений относительно возможных причин влияния этих механических повреждений на сортовую морозоустойчивость.

В методе вымораживания растений на делянках имеется и ряд других трудностей, как, например, трудоемкость снежных работ; осо-

бенно при сильных неустойчивых ветрах трудно сохранить в сравнительно оголенном состоянии достаточно большую площадь при наиболее низких температурах (большею частью ночью); кроме того часто естественные морозы в данном районе могут оказаться недостаточно низкими для требующейся жесткой браковки нормально укорененных и находящихся под защитой 5—6 см слоя снега растений.

Второй вариант метода использования естественного холода для оценки сортов заключается в том, что растения выращиваются, как и в первом случае, в типичных полевых условиях. В конце первой фазы закалки, перед замерзанием почвы, растения выкапываются и пикируются пучками по 20 растений в пучке в ящики. Повторность 4—5-кратная. При этом необходимо следить, чтобы узлы кущения лежали ровно и были заделаны на одинаковую глубину (4—5 см). В таком состоянии растения проходят вторую фазу закалки. Зимой растения хранятся при минус 5—9° С под снегом или в холодном помещении.

При испытании ящики выставляются на мороз, и растения вымораживаются при требующихся температурах; наблюдают за температурой узла кущения по специально установленным в ящиках термометрам. Диагностика поврежденности сортов делается после высадки растений в оранжереях или весной в поле. Метод был впервые предложен Салтыковским (1933).

По нашим данным, недочеты этого метода сводятся к нижеследующему. Во-первых, трудно угадать период копки растений. При ранней копке пикированные растения теряют нормальные полевые условия первой фазы закалки по сравнению с полевыми. При теплой погоде растения, пикированные пучками, начинают свой рост и истощаются, так как фотосинтез при взаимном затемнении в пучке сильно ослаблен и т. п. С другой стороны, при запоздании с копкой растений затруднительно в нужных масштабах выполнить копку из замерзшей почвы. Второй, более существенный недочет — это то, что за время прохождения растениями в пикированном состоянии 2-й фазы закалки и вообще при хранении пикированные растения излишне высушиваются, что уже существенно влияет на их устойчивость, и у разных сортов влияние различное.

Третий недочет данного метода заключается в том, что самый процесс пересадки оказывает на разные сорта различное влияние в силу каких-то изменений в самой морозоустойчивости сортов, а также в силу различной регенерационной способности сортов. Что сорта значительно отличаются по регенерационной способности, известно из целого ряда работ [Салтыковский ([16]), Сакс ([14]), Терпило ([20, 21]) и др.].

Влияние самого процесса пересадки на морозоустойчивость сортов видно из табл. 15.

Данное испытание проведено на делянках; пересадка была сделана за 6 дней до замерзания почвы. Растения выкапывались и тут же на той же делянке снова сажались на свои места с нормальной полевой площадью питания. Как видно из табл. 15, самая пересадка оказывает на разные сорта влияние в разной степени, соотношение сортов по устойчивости меняется под влиянием одной лишь пересадки.

Таким образом метод вымораживания пикированных растений может сильно осложнить результаты, и считать такие результаты оценкой сортов по морозоустойчивости в чистом виде трудно.

Таблица 15

Влияние осенней пересадки на морозоустойчивость сортов в 1935—1936 гг. (% живых растений)

Сорта, страна и каталог ВИР	Испытание при —19°С в ноябре и при —15.9°С в декабре		
	без пересадки	с пересадкой 24.X	превышение % живых кустов от пересадки
Гостианум 0237	88	92	4
Эритроспермум 46/131	78	92	14
Украинка	52	96	44
Кооператорка	12	60	48
Азербайджан 16788	1	6	5
Афганистан 12616	0	8	8
Афганистан 12718	2	36	34
Германия 13299	0	4	4
Италия 21222	0	66	66
Италия 19344	2	64	62
Италия 24410	0	0	0
Испания 20627	0	0	0
Индия 23957	0	0	0
Венгрия 26157	6	88	82
Швейцария 24679	0	0	0
Швеция 23693	3	72	69
Швеция 25028	0	22	22
Япония 24868	0	0	0
Япония 24963	0	0	0
Югославия 22785	0	16	16
Польша 14977	64	86	22
Узбекистан 24660	0	0	0
Турция Vavilovi 29533	0	0	0

Оценивая сорта путем замораживания растений на делянках и в пикированных пучках, мы по некоторым сортам имели значительные расхождения. Сорта при оценке морозоустойчивости их в пучках получают относительно более высокую оценку, чем на делянках. Такими оказались, например, Гостианум 0237, ржано-пшеничный гибрид 46/131 и Украинка; в то же время, например, Лютесценс 0329 получает в пучках относительно более низкую оценку по морозоустойчивости. Эти различия мы объясняем разным отношением сортов к обезвоживанию растений в пикированном состоянии и сортовыми различиями в регенерационной способности. Туманов ([27]) находит метод оценки сортов на морозоустойчивость на растениях без почвы, т. е. в пучках, перспективным, но автор считает его еще недоработанным. Гасснер ([68]) широко рекомендует для селекционной оценки сортов на морозоустойчивость вымораживание растений без почвы в пучках.

Оценка сортов на засухоустойчивость

Считаем совершенно правильным положение, высказанное акад. Вильямсом, что понимание сортовой засухоустойчивости как абсолютной способности создавать урожай при минимальных затратах воды есть «утопическая греза создавать машину, дающую продукт без затраты сырья, изобрести perpetuum mobile» [Вильямс ([32]), стр. 111].

В то же время при современной агротехнике в полевых условиях во многих зонах СССР временный недостаток влаги в почве имеет место, и оценка сортов в определенные периоды по устойчивости к определенному типу временной засухи имеет актуальное практическое значение.

До недавнего времени для оценочных целей находил применение лишь вегетационный метод «завядания». Однако в данном методе имеется целый ряд существенных недочетов. Обезвоживание почвы обычно доводится до коэффициента завядания. Срок опускания влажности почвы от оптимальной до уровня коэффициента завядания у разных авторов разный и колеблется от 7 до 20 дней. Темпы обезвоживания почвы, как известно, имеют чрезвычайно большое влияние на результаты оценки. Так, например, при быстром обезвоживании почвы меньшую стойкость показывали мягкие пшеницы, а при медленном, наоборот, твердые оказались менее устойчивыми, чем мягкие [Нестерова (52)]. Сорта дают разную реакцию на разные темпы обезвоживания почвы, что объясняется разной способностью сортов закаляться к засухе (по скорости и степени) в процессе обезвоживания почвы. Вопросы сортовой закалки к засухе пока фактически не разработаны, хотя в полевых условиях засуха (кроме суховеев) обычно развивается не так быстро, и растения в той или иной степени проходят некоторую подготовку к засухе, некоторую закалку. Вопросы правильной подготовки растений к испытанию в условиях вегетационного опыта играют, по нашему мнению, исключительно важную роль (так же, как в оценке сортов по морозоустойчивости), но до сих пор должным вниманием не пользуются, и в связи с этим и вегетационный метод оценки сортов по устойчивости к временной почвенной засухе далеко недоработан. Одно замедление обезвоживания почвы путем долива воды в сосуды и растягиванием периода обезвоживания на 15—20 дней вносит, очевидно, целый ряд новых ошибок и трудностей в сравнение сортов; скорость истощения сортом запасов воды, имеющейся в поле под посевом, этим методом не учитывается; в то же время известно, что самый травостой и сортовые различия по скорости потребления воды огромны и играют активную роль в нарастании засухи в полевых условиях. Без долива воды, с одной стороны, невозможно достаточно растянуть период «засухи», что имеет значение для «закалки» растений; с другой стороны, разные сорта, имея надземную массу различной мощности и обладая разной испаряющей способностью, с различной скоростью истощают запас воды в сосуде, что, понятно, если не выравнивать все сорта доливом воды, приводит у разных сортов к разным темпам воспроизведения засухи, засуха у разных сортов будет разной интенсивности и совпадать с разными фазами, что имеет, как известно, решающее значение в реакции сорта на засуху. Все это приводит к малой сравнимости результатов оценки. Мы находим из всех вариантов воспроизведения завяданий в сосудах практически в оценочной работе наиболее приемлемым все же воспроизведение «замедленного завядания» путем долива сосудов водой до определенного веса у разных сортов, растягивая период снижения влажности до критической на 15—20 дней. При этом завядание воспроизводится применительно к фазам стандартного сорта и с учетом обычного времени наступления засухи в полевых условиях в данном районе. Однако и в данном варианте воспроизведения «замедленного завядания» мы часто получаем в разные годы разную характеристику одного и того же ассортимента по стойкости, что объясняется в

первую очередь различиями в сочетании почвенной засухи с атмосферными условиями и различиями в соотношениях сортов по темпам развития растений в разные годы (длительность фаз по годам сильно вариирует); в результате этого один и тот же тип замедленного завядания уже иной вредоносности приходится на несколько иные фазы, что приводит к другим соотношениям сортов по устойчивости. Считаем также необходимым корректировать метод «замедленного завядания» по степени обезвоживания почвы. До сих пор обезвоживание почвы производится независимо от районных особенностей до физиологически недоступной воды.

Мы считаем более правильным при оценке сортов обезвоживать почву лишь до такой влажности, какая встречается в засушливые периоды в полевых условиях данного конкретного района под оцениваемой культурой при современной агротехнике. Так, например, в условиях Каменной Степи в засушливые годы большею частью остается под озимой пшеницей к концу мая влаги на 2—4% больше коэффициента завядания. При оценке сортов озимой пшеницы методом замедленного завядания следует почву обезвоживать в наших условиях лишь до 2—4% физиологически доступной воды. Для разных культур и в разных районах этот предел обезвоживания почвы будет безусловно различным. Мы считаем поднимаемый нами вопрос весьма важным, так как соотношение сортов в оценке разное — при крайнем обезвоживании до мертвого запаса или при наличии еще трудно, но все же доступной воды в пределах 2—4%.

Устойчивость сортов к «замедленному завяданию», как правильно отмечает ряд авторов [Максимов ([11], [19]), Красовская ([46]) и др.], нельзя отождествлять с сортовой засухоустойчивостью в полном смысле слова. В вегетационном методе замедленного завядания фактически исключаются сортовые особенности корневой системы; в то же время известно, что мощность, архитектоника и определенная динамика роста корневой системы, специфичная для сорта, играют огромную роль в засухоустойчивости сорта. Метод замедленного завядания позволяет оценивать лишь сортовую устойчивость, обусловленную комплексом физиологических, анатомо-морфологических свойств генотипа, не связанную непосредственно с сортовыми особенностями корневой системы.

Исходя из всего изложенного о методе замедленного завядания, мы можем его считать лишь вспомогательным к методу «засушника» или «сухого поля».

Метод засушника заключается в том, что в определенное время в определенных фазах растений известная часть поля защищается от осадков и от боковой подачи воды к испытуемым делянкам. Тип засушников с легко переносимыми из года в год каркасами впервые применялся американцами Kezer A. и Robertson ([71]). У нас в Союзе переносные засушники нашли применение недавно [Литвинов ([18]), Ершов ([38]), Пролстарский ([53])], и данному ценному методу, мы считаем, уделяется пока недостаточно внимания.

Мы применяем в своих селекционных физиологических оценках с 1935 г. нижеследующую конструкцию засушников. Площадь 3 м × × 15 м = 45 м² изолируется от воды с боков закладкой вертикальной изоляции из толя или фанеры на 1.5 м глубиной. После закладки изоляции канава закапывается; в дальнейшем на канаву 0.5 м шириной снаружи изоляции производится загущенный посев, также защищающий от боковой подачи воды. От изоляции в стороны делается на 1.5—2 м сток для воды, стекающей во время дождя с брезента. Над

площадью, несколько большей, нежели сама опытная площадь, именно 4 м × 20 м = 80 м², устраивается каркас для брезента. Площадь засушника ориентируется с севера на юг. С концов устанавливаются столбы соответствующей устойчивости; на столбах натягиваются три троса, по которым передвигается на роликах брезент. Высота средних столбов 2.3 м, а боковых 1 м. Во время отсутствия дождя брезент сдвигается на северный конец тросов, где имеется вне засушника незасеянная площадь 4 м длиной.

В засушнике Литвинова, Пролетарского, Ершова боковая изоляция не применялась, что, по нашему мнению, приводит к неравномерному высушиванию самой площадки засушника и меньшей точности опытов. Кроме того их засушники недостаточно высоки даже для пшеницы при испытаниях, например, в критической фазе колошения. Достаточная высота засушника имеет двоякое значение: во-первых, при натягивании и стягивании брезента не бывает поломов растений, и, во-вторых, при такой высоте даже в накрытом виде освещение посева вполне достаточное, и ни «теневого», ни «фотопериодического» воздействия мы не обнаруживаем. Последнее имеет место в низких засушниках при длительном накрывании посева; бокового забивания дождя в наших условиях в данной конструкции засушника не наблюдалось. Наша конструкция засушника позволяет испытывать при 6-кратной рядковой повторности и нормальной площади питания растений (2 см × 13 см = 26 см²) до 25 сортов пшеницы (7 500 растений). Увеличение площади засушника свыше 3 м × 15 м сильно осложнит конструкцию, делая ее излишне громоздкой. Стоимость такого засушника обходится в 1 200—1 300 руб. (1937 г.).

Рядом с засушником делается контрольный посев, не испытывающий засухи. Наша конструкция засушника находит теперь уже применение в практической селекционной работе на Каменно-Степной государственной селекционной станции. Однако и эта конструкция далека от совершенства; наиболее трудный и существенный вопрос — управление темпами обезвоживания почвы — и здесь не разрешен, хотя и облегчен боковой двойной изоляцией. В дождливые годы истощение запасов воды в почве происходит слишком медленно, и приходится защищать площадь «сухого поля» уже с весны от снега и талых вод.

Оценка сортов по устойчивости к недостатку влаги в почве методом засушника гораздо полнее отображает истинную засухоустойчивость сортов, чем метод вегетационный, так как в отличие от последнего растения выращиваются в типичных полевых условиях при вполне нормальном развитии корневой системы.

Выводы

1. В сортах озимой пшеницы встречаются самые разнообразные сочетания хозяйственно-ценных качеств — морозоустойчивости и засухоустойчивости; утверждение некоторых авторов о том, что между морозоустойчивостью и засухоустойчивостью сорта должна быть прямая связь, нашими данными не подтверждается.

2. Сортовая жаростойкость проростков семян как у озимых, так и яровых пшениц не отображает собой засухоустойчивости сортов, в связи с чем невозможно свести оценку сортов по засухоустойчивости к оценке жаростойкости проростков семян; даже в пределах близких родственных биологических групп, например, Tr. v. erythro-

spermum, нет закономерной связи между жаростойкостью проростков семян сорта и засухоустойчивостью его.

3. Ни «наследственный», ни «функциональный» ксероморфизм (по терминологии проф. Генкеля) не охватывают собой явления сортовой засухоустойчивости, и свести оценку сортов в селекции к ксероморфизму невозможно.

4. Также нет закономерной связи между засухоустойчивостью сорта и интенсивностью ассимиляции или депрессией ассимиляции в засушливых условиях. Поэтому свести оценку сортов и судить о засухоустойчивости селекционного материала лишь по одному процессу ассимиляции неправильно.

5. На данном этапе развития агрофизиологии единственно надежными методами для оценки и браковки сортов на морозоустойчивость и засухоустойчивость являются при правильном их применении методы прямого испытания.

При оценке сортов на морозоустойчивость путем промораживания оголенных делянок необходимо максимально избегать механических повреждений надземной массы растений, так как поломка замерзшей надземной массы снижает морозоустойчивость растений, и у разных сортов влияние различное, что приводит к изменению соотношения сортов по морозоустойчивости.

При оценке сортов путем промораживания естественным холодом пикированных растений в пучках с почвой или без почвы мы получаем характеристики сортов не только по морозоустойчивости, но и по реакции на зимнее высушивание и пересадку растений. Самая пересадка растений изменяет соотношение сортов по морозоустойчивости.

При современной агротехнике в полевых условиях во многих районах СССР временные засухи имеют место, и оценка сортов в практической селекции по устойчивости к определенному типу засухи в определенных фазах и стадиях развития растений имеет актуальное практическое значение.

Вегетационный метод замедленного завядания недоработан для оценки сортов по устойчивости к почвенной засухе. Данный метод при правильном его применении позволяет судить о ряде свойств сорта (физиологических, анатомо-морфологических и т. п.), не связанных непосредственно с особенностями корневой системы сорта, но позволяющих ему легче перенести временный недостаток влаги.

В изучении и оценке селекционного материала по засухоустойчивости метод замедленного завядания является лишь вспомогательным к методу засушника; при правильном сочетании их возможна более полная оценка селекционного материала по устойчивости к временной засухе.

Лаборатория агрофизиологии.
Каменно-Степная государственная
селекционная станция.

Поступило
16. VI. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

По морозоустойчивости

[1] Брокерт П. Г., Физиология стойкости растений, Селекцію на службу соціялістичному господарству, 1932.
[2] Вацен ко А. А., Оцен ка селе кционного материала при помощи искусственного бесснежья, Семеноводство, № 5, 1934.

[3] Говоров Л. И., Природа различий озимых и яровых форм хлебных злаков в связи с вопросом о зимостойкости озимей, Тр. по пр. бот., ген. и сел., т. 13, 1923.
[4] Колкунов В. В., Некоторые наблюдения над поведением различных сортов озимой пшеницы в течение зимы, Хозяйство, год VII, стр. 1161, 1912.
[5] Колкунов В. В. и Оселедец П. И., К вопросу о зимостойкости озимей, Тр. н. ин-та сел., вып. 2, 1928.
[6] Куперман Ф. М., Зимостойкость пшениц в свете теории развития растений, Яровизация, № 4, 1935.
[7] Куперман Ф. М. и Кучерявая М. І. Вплив зимових пошкоджень на розвіток и врожайность озимих пшениць. Збірник по зімостійкости озимих пшениць, № 4, 1936.
[8] Лебедев А. М. и Сергеев Л. И., Физиологическая стойкость различных сортов озимых хлебов, Физиологическая стойкость озимых и яровых хлебов и подсолнечника, Саратовск. сел. ст., 1936.
[9] Лебединцева Е. В., Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухоустойчивостью и морозоустойчивостью, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. 23, вып. 2, 1929—1930.
[10] Лебединцева, Бородина и Бровцына, Испытание морозоустойчивости озимых культур лабораторными методами, Тр. по пр. бот. ген. и сел., т. 25, вып. 3, 1931.
[11] Максимов Н. А., Краткий курс физиологии растений, ГИЗ, 1938.
[12] Новиков В. А., Исследования над холодостойкостью растений, Журн. оп. агр. Ю.-В., т. 6, в. 1, 1928.
[13] Рихтер А. А., Исследования над холодостойкостью растений, Журн. оп. агр. Ю.-В., т. 4, в. 2, 1927.
[14] Сакс А. И., Методы диагностики состояния озимых посевов, Соц. растениеводство, т. 14, 1934.
[15] Сакс А. И. и Бородина И. Н. Асновы фізіялогіі зімастойкасці збожжавых, Менск, БДВ, 1934.
[16] Салтыковский М. И., I. Методика изучения и испытания зимостойкости озимых хлебов в полевых условиях. II. Летняя гибель, бесплодие озимых хлебов. III. Гибель озимых хлебов под ледяной коркой, Тр. по Сарат. сел. ген. станции, т. 1, 1934.
[17] Сергеев Л. И., О стойкости растений к низким температурам, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1936.
[18] Сергеев Л. И., Лебедев А. М. и Акифьева А. А., Корреляция морозоустойчивости со стойкостью к почвенному засолению, Докл. АН СССР, т. 4, № 3, 1935.
[19] Сергеев Л. И. и Лебедев А. М., К теории физиологической стойкости культурных злаков, Бот. журн. СССР, т. 21, № 2, 1936.
[20] Терпило Н. И., Об определении жизнеспособности озимых, Соц. зерн. хоз-во, т. 5, № 4, 1935.
[21] Терпило Н. И., О перезимовке пшениц, Соц. зерн. хоз-во, т. 5, № 5, 1935.
[22] Тимофеева М. Т., Динамика морозоустойчивости озимых растений в течение зимы и характеристика морозоустойчивости сортов озимой пшеницы и озимой ржи, Тр. по пр. бот., ген. и сел., сер. 3, вып. 3, 1933.
[23] Товарницкий В. И., К характеристике зимостойкости пшениц по содержанию в них сахаров, Сб. С. С. У., № 1, 1927.
[24] Товарницкий В. И., К характеристике зимостойкости пшениц по содержанию в них сахаров, Бюлл. Иванов. ст., ч. 7—8, 1928.
[25] Туманов И. И., Зимостойкость растений, ГИЗ, 1931.
[26] Туманов И. И., Ускоренные методы оценки зимостойкости растений, Теор. основы сел. растений, т. 1, 1935.
[27] Туманов И. И., Обзор новой советской и иностранной литературы по зимостойкости растений, Вест. с.-х. литературы, № 7—10, 1937.
[28] Туманов И. И. и Бородина И. Н., Исследование морозоустойчивости озимых культур прямым замораживанием и косвенными методами, Тр. по пр. бот., ген. и сел., т. 22, вып. 1, 1929.

По засухоустойчивости

[29] Басов Г. Ф., Опытно-оросительные работы в Каменной Степи, Соц. стр., № 3, 1936.
[30] Болсунов И. И. и Оселедец Г. И., О методике изучения длительного завядания на сортах пшеницы, Тр. Научн. ин-та сел., 4, 1928.
[31] Васильев И. М., К вопросу об анатомо-физиологических отношениях у пшениц, Тр. с.-х. оп. учр. Дона и Северного Кавказа, 1925.
[32] Вильямс В. Р., Пути повышения урожайности и реконструкции сельского хозяйства, 1929.

[33] Вильямс В. Р., О роли севооборота в борьбе с засухой, Сб. «Борьба с засухой», 1932.
[34] Волкова М. Г. и Руссиян М. И., О методах определения засухоустойчивости сои, Тр. по пр. бот., ген. и сел., сер. 3, № 8, 1935.
[35] Генкель П. А., Пролетарский К. В., Калмыков К. Ф., Кобылин А. А., О влиянии атмосферной засухи на растения, Изв. Перм. биол. н.-и. ин-та, т. 9, вып. 9—10, 1935.
[36] Генкель П. А. и Никитин П. С., О предпосевном закаливании овса к засухе в условиях вегетационного опыта, Изв. Пермск. биол. н.-и. ин-та, т. 9, вып. 9—10, 1935.
[37] Генкель П. А., Влияние предпосевного закаливания к засухе и яровизации на растение, Изв. Перм. биол. н.-и. ин-та, т. 9, вып. 9—10, 1935.
[38] Ершов В. И., Устойчивость различных экологических типов овса к почвенной засухе, Тр. по пр. бот., ген. и сел., серия 3, № 8, 1935.
[39] Иванов П. К., О диагностике морозо- и засухоустойчивости растений по семенам, Изв. АН СССР, отд. мат. и ест. наук, № 1, 1936.
[40] Квасников, Засуха и борьба с нею в условиях ЦЧО, Тезисы доклада проф. Квасникова, изд. Коммуна, 1932.
[41] Колкунов В. В., Результаты изучения различных сортов кукурузы с анатомо-физиологической точки зрения, Хоз-во, № 5, 1910.
[42] Колкунов В. В., К вопросу о соотношении анатомических коэффициентов и физиологических свойств растения, Журн. оп. агр., 14, 1913.
[43] Колкунов В. В., Дальнейшее исследование над засухоустойчивостью, Наука на Украине, № 2, 1922.
[44] Колкунов В. В., Сучасний стан боротьби з посухою, Вістник с/г науки та досв. справи, т. 5, вип. 1, 1928.
[45] Колкунов В. В., К вопросу о выработке выносливых к засухе рас у культурных растений. 1. Анатомо-физиологическое исследование степени ксерофильности некоторых злаков, Изв. Киев. полит. ин-та, т., 5, кн. 4, 1905.
[46] Красовская И. В., Физиологические основы селекции и методов оценки на засухоустойчивость, Теоретические основы селекции, т. 1, 1935.
[47] Литвинов Л. С., К вопросу о критерии оценки почвенного увлажнения, Бот. журн. СССР, т. 17, № 5—6, 1932.
[48] Литвинов Л. С., Методы оценки засухоустойчивости, Семеноводство, № 6, 1933.
[49] Максимов Н. А., Физиологические основы засухоустойчивости растений, Тр. по пр. бот., ген. и сел., 26 прил., 1926.
[50] Медведев М. Г., К методике учета устойчивости с.-х. растений при селекц. работах, Соц. растениеводство, № 20, 1936.
[51] Медведев Т. М., Опыт характеристики засухоустойчивости яровых пшениц, Селекция и Семеноводство, № 7, 1937.
[52] Нестерова Е. И., Устойчивость к почвенной засухе нескольких сортов яровой пшеницы, Тр. по пр. бот., ген. и сел., сер. 3, № 8, 1935.
[53] Пролетарский К. В., Испытание засухоустойчивости предпосевно закаленных к засухе пшениц в засушнике, Изв. биол. н.-и. ин-та при Пермск. унив., т. 9, 1935.
[54] Сакс А. И., Да вывучэньня каэфіцыентау зьвяданьня і уплыву малое вільготнасьці і аднакратнага пэрманэнтнага зьвяданьня на анатамічныя каэфіцыенты с/г расьлін, Час. сел. і лясн. гасп., № 2—3, 1930.
[55] Сапегин А. А., О так называемом анатомо-физиологическом методе селекции засухоустойчивых форм, Южно-Русская Газета, № 4, 1913.
[56] Селянинов Г. Т. и Леонтьевский М. П., Климатические условия с.-х. культуры на Каменно-Степной опытной станции, 1930.
[57] Сказкин Ф. Д., Сосущие силы семян как показатель засухоустойчивости растений, Соц. растениеводство, № 12, 1934.
[58] Сказкин Ф. Д. и Цурюпа Б. А., О водном балансе в листьях различных по засухоустойчивости пшениц, Тр. Северо-Кавказ. ассоциац. н.-и. ин-тов, № 53, вып. 9, 1928.
[59] Тимофеева М. Т., К вопросу о методе лабораторного определения засухоустойчивости растений, Соц. растениеводство, № 7, 1933.
[60] Удольская И. Л., Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы, Сиб. н.-и. ин-т з. х., 1936.
[61] Флеров К. В. и соавторы, К характеристике засухоустойчивых культурных растений, Тр. Вс. съезда селекции, генетики, семеноводства и племенного жив., т. 5, 1929
[62] Шипчинский А. В., Климат ЦЧО, 1928.
[63] Якушкина О. И., Вавилов Н. И., Анатомическое исследование нескольких рас овса в связи с вопросом о соотношении физиологических свойств с анатомическими коэффициентами, Журн. опыт. агр., 13, 1912.

64 Ackermann, A., Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst Untersuchungen über die Winterfestigkeit des Weizens, Berl. Bok. Lund, I. 1927.
65 Ackermann. A., Andersson G. und Lindberg I., Studien über die Winterfestigkeit des Roggens, Zeitschrift für Züchtung, Reihe A., Bd. XX, H. 2, 1935.
66 Buchinger A., Saugkraftmessungen verschiedener Gerstensorten, Fortschr. Landw. Jahr, 2, H. 11. 1929.
67 Buchinger A., Ein neuer Keimapparat, Fortschr. Land. Jahr, 2, H. 6, 1929.
68 Gassner G., Methodik der Prüfung auf Winterfestigkeit bei Getreide und Nutzanwendung der Ergebnisse für die praktische Pflanzenzüchtung, Mitt. der Deutschen Landw. Ges., 44, 1932.
69 Gassner, G. und Goeze, Zur Frage der Frosthärtebestimmung durch refraktometrische Untersuchung von Pflanzensäften, Phytopatologische Zeitschrift, Bd. IV, 1932.
70 Martin I. H., Comparative studies of winter hardiness in wheat, Journ. of. Agr. Res., 35, № 6, 1927.
71 Kezer and Robertson, Critical period of applying irrigation water to wheat, Journ. of the Amer. Soc. of Agron., vol, 19, № 2, 1927.
72 Meyer K., Der Xerophytismus unserer landwirtschaftlichen Kulturpflanzen im Lichte neuerer Untersuchungen, Pflanzenbau, H. 6, Jahrg. 7, 1930.
73 Meyer B. E., Some critical comments on the methods employed in the expression of leaf saps, Plant Physiol., 4, 1929.
74 Mudra A. Zur Physiologie der Kälteresistenz des Winterweizens, Planta, Bd. 18, H. 3, 1932.
75 Mudra A., Weiteres über Zellsaftkonzentration beim Getreide, Zeitschr. für Züchtung, Bd. 21, № 1, 1936.
76 Newton R., Colloidal properties of winter wheat plants in relation to frost resistance, J. Agr. Sc., 14, p. 2, 1924.
77 Piesqu, Selektionsversuche nach der Saugkraft an einigen landwirtschaftlichen Kulturpflanzen in Rumänien, Fortschr. Landw. Jahrg 6, H. 9, 1931.
78 Roemer Th., Rudolf W. und Lung H., Das Refratometer, als Hilfsmittel zur Bestimmung der Winterfestigkeit bei Weizen, Fortschr. der Landw., 3, H. 9, 1928.
79 Rosa I. T., Investigation of the hardening process in vegetable plants, Miss. Agr. Exp. St Res. Bull., 48, 1, 1921.
80 Sinz E., Beziehungen zwischen Trockensubstanz und Winterfestigkeit bei verschiedenen Winterweizen Varietäten, Journ. für Landw., Bd. 62, H. 5, 1914.
81 Schratz, E., Die Keimprüfungen in Zuckerlösung («Saugkraftbestimmung») und ihre Bedeutung für die Sortenkunde, Der Züchter, H. 7, 1932.
82 Seelhorst, E., Über den Trockensubstanzgehalt junger Weizenpflanzen verschiedener Varietät, Journ. f. Landw., Bd. 58, 1910.
83 Weimer I. L., Some factors involved in the winter killing of alfalfa, Journ. of Agric. Res., v. 39, № 4, 1929.

A. I. SAXE. STUDYING WINTER WHEAT SORTS ACCORDING TO FROST-HARDINESS AND TO RESISTANCE TO SOIL DROUGHT

SUMMARY

1. In Winter wheat sorts are found the most diverse combinations of economically valuable qualities — of frost-and drought-hardiness; Sergejev's and Lebedev's statement that there must exist a direct connection between frost-hardiness and resistance to drought of a sort is not confirmed by our data.

2. Heat-hardiness of seed sprouts of a sort, both in Winter and in spring Wheat, does not reflect the resistance to drought of sorts; in connection with this, it is impossible to reduce the evaluation of sorts according to drought-hardiness to the estimation of the resistance of the seed sprouts to heat; even within the range of closely related biological groups, for instance of *Tr. v. erytrospermum*, there is no regular connection between the resistance of seed sprouts of a sort to heat and of its drought-hardiness.

3. Neither do «hereditary», nor «functional» xeromorphism (according to Prof. Henkel's terminology) embrace the phenomenon of drought-hardiness of sorts; and it is impossible to reduce the estimation of sorts in selection to xerophormism.

4. There is also no regular connection between resistance of a sort to drought and intensity of assimilation or depression of assimilation in droughty conditions.

5. At the present stage of development of agricultural physiology, the only safe method for estimating or condemning sorts according to frost-hardiness and resistance to drought are, when correctly applied, the methods of direct testing.

When estimating sorts as to frost hardiness by means of freezing thouroughly barren plots, one should avoid, to the greatest possible extent, any mechanical injury of the over-ground mass of plant, because breakage of the frozen overground mass lowers the frost-hardiness of the plant, in different sorts the influence being different, this leads to a change of the relation of sorts to frost-hardiness.

When estimating sorts by means of thouroughly freezing through with natural cold transplanted seedlings, in bunches, with or without soil, we do not obtain characteristics of sorts only according to frost-hardiness, but also according to to the reaction of plants to Winter drying and to trasplanting. Transplanting of plants itself alters the interrelation of sorts according to frost-hardiness.

With contemporary agricultural technique in field conditions, in many regions of U.S.S.R., there occur temporary droughts, and the estimation of sorts in practical selection according to resistance to a definite type of drought at definite phases and stages of plant development has a present day practical importance.

The vegetational (pot) method of «delayed wilting» has not been worked up for estimating sorts according to resistance to soil drought. When correctly applied, this method allows to judge about a number of properties of a sort (physiological, anatomical-morphological, etc.), not connected with the peculiarities of the root system of the sort, but allowing it to endure more easily a temporary deficiency of moisture.

In the study and estimation of the selectional material concerning drought-hardiness, the method of «delayed wilting» is only an auxillary one for the method of «drying up» (zassushnik); when they are correctly combined a more complete estimation of the selectional material concerning hardiness to temporary drought is quite possible.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Г. К. САМОХВАЛОВ

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВНЕШНЕГО РАСТВОРА НА ПОГЛОЩЕНИЕ ФОСФОРА КОРНЕВЫМИ СИСТЕМАМИ РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Кратковременными опытами с учетом поглощения фосфора корневыми системами растений различных культур (озимая пшеница Lutescens 0329, яровая пшеница Lutescens 062, просо 742 и яр. вика) установлено, что влияние температуры внешнего раствора (1°, 10°, 20°, 30° и 40°C) на интенсивность поглощения фосфора резко изменяется в связи с биологическими особенностями растений.

Хорошо известно влияние температуры как фактора внешней среды на деятельность корневой системы растений. На выдающееся экологическое значение температуры почвы указывал еще Schimper [15], который ввел термин «физиологической сухости» для почв, по температурным условиям не допускающих активного поглощения воды растениями, несмотря на достаточную влажность. При наличии большого числа работ по вопросу о влиянии температуры на поступление воды в растения и достаточной изученности этого вопроса, к сожалению, остается почти совершенно не изученным влияние этого фактора на поглощение корнями минеральных веществ. Между тем этот вопрос заслуживает специального изучения, так как в исследованиях по минеральному питанию растений при постановке длительных опытов недоучет влияния температуры на корневую деятельность приводит нередко к ошибочным выводам. Несомненно, что и в естественных условиях произрастания растений температура является фактором, который может значительно снижать эффективность вносимых удобрений.

В непосредственной связи с затронутым вопросом находится вопрос о влиянии температуры на физико-химические свойства плазмы, определяющие то или иное состояние корневой системы как аппарата поглощения минеральных веществ.

Еще Sachs'ом [5], а затем Лепешкиным [2, 3, 4] было установлено, что при высоких температурах происходит коагуляция белков плазмы, что приводит растения к гибели.

Кроме того недавно Альтергот [1] установил, что в тканях растений при возрастании температуры идет накопление аммиака, токсическому действию которого способствует одновременное повышение проницаемости плазмы с возрастанием температуры.

Согласно Альтерготу, концентрация аммиака при высоких температурах превышает контроль в 4—9 раз. Этот вывод об аммиачном

отравлении растений хорошо согласуется с тем фактом, что значительное страдание растений при повышении температуры в естественных условиях часто начинается при температурах, которые еще не могут вызвать «тепловой смерти».

В отношении влияния температуры на рост корней имеются данные в работах White (17). В его опытах с изолированными культурами корней есть указания о влиянии температуры на их рост в стерильных условиях. В полном согласии со старыми данными Endler'a (8) и др. White показал, что повреждения клеток корней начинаются с 30°, температурная кривая роста корней резко падает как раз в этом пункте, который в то же время является ее вершиной, так как при 30° по White'у наблюдается наибольшая энергия роста корней.

Наряду с работами по влиянию температуры на физико-химическое состояние плазмы и на рост корней имеется много исследований по влиянию температуры на проницаемость плазмы отдельных тканей [Stiles и Jörgensen (16)] и клеток различных растений, главным образом водорослей [Pfeffer (12), Russelberghe (14), Endler (8), Collander (7), Irwin (10), Hoagland (9), Osterhout (11) и др.], но совершенно отсутствуют данные по характеристике влияния температуры на поглощение минеральных веществ корнями высших растений, в частности, сельскохозяйственных культур.

В наших опытах по изучению влияния транспирации на поглощение растениями фосфора (6) наблюдались значительные изменения активности поступления этого элемента в растения (яровая пшеница Caesium 0111) в зависимости от температуры внешнего раствора. Было установлено, что при повышении температуры до 40° нормальная деятельность корневой системы нарушается по сравнению с температурой 20°. Наблюдается значительное понижение поглощения фосфора из растворов с более высокой концентрацией; при малых концентрациях раствора усиливается эксосмос.

Задачей настоящего исследования являлось проследить влияние различных температур на адсорбцию и поглощение корневыми системами минеральных веществ — фосфора — и установить, насколько различно ведут себя по отношению к данному фактору корневые системы растений, отличающихся по биологическим свойствам.

Изучение непосредственного влияния температуры на поглощение фосфора корневой системой растений нами проводилось путем кратковременных опытов. Продолжительность опытов по учету влияния температуры на поглощение фосфора была 8 часов и по влиянию на адсорбцию — 50 минут, на фоне одинаковых концентраций фосфора и pH внешнего раствора. Концентрация растворов везде была равна 0.04237 мг P в 1 см³, при pH = 7.0.

Одинаковая степень насыщенности растений фосфором достигалась путем выращивания растений в одних и тех же условиях снабжения их фосфором. Все опыты проводились в комнатных условиях на рассеянном свету. Испытывались температуры 1°, 10°, 20°, 30° и 40° С.

Вся экспериментальная работа разделялась на 2 части: на подготовительную — выращивание растений и уход за ними и основную — проведение опытов.

Экспериментальная часть

Для проведения опытов нами были взяты следующие растения:
1. Озимая пшеница Lutescens 0329 лин. (неяровизированная).

2. Яровая пшеница Lutescens 062 лин.
3. Просо № 742 и
4. Вика яровая (хозяйственный сорт).

Выращивание опытных растений

Проращивание семян производилось на фильтровальной бумаге, смоченной водопроводной водой. Когда длина корней молодых растеньиц достигла 4—5 см, были отобраны наиболее ровные по своему развитию экземпляры, закреплены ватой в хорошо парафинированные пробки (по 16 растений на 1 пробку) и перенесены на нормальную питательную смесь Гельригеля в стеклянные сосуды емкостью на 500 см³. Употреблявшаяся смесь Гельригеля имела следующий состав: KH_2PO_4 — 0.136 г, $Ca(NO_3)_2$ — 0.492 г, $MgSO_4$ — 0.060 г, KCl — 0.075 г на 1 литр воды. Железо вносилось в форме цитратного железа, 2—3 капли 5% раствора на 1 сосуд. Чтобы не вносить дополнительно микроэлементов, питательная смесь, как правило, готовилась на водопроводной воде. Все растения развивались хорошо и к началу опытов имели большую зеленую массу и нормальную корневую систему. Смена растворов производилась 1 раз в шестидневку, кроме того растворы ежедневно продувались, по мере же испарения доливались дестиллированной водой. Вначале долив воды в сосуды производился один раз в сутки, в дальнейшем же, когда растения выросли и стали соответственно больше испарять, вода доливалась 2 раза — рано утром и вечером.

Ко времени проведения опытов озимая пшеница была в фазе кущения, яровая пшеница — в начале колошения, просо — в фазе стеблевания и яровая вика — в фазе бутонизации.

Постановка и проведение опытов

В качестве опытного раствора бралась буферная фосфатная смесь Sörensen'a, уже испытанная нами при изучении влияния на корневую деятельность других факторов внешней среды ([6]). Ниже приводим состав смеси:

1. м/15 $Na_2HPO_4\ 2H_2O$ — 11.876 г в литре
2. м/15 KH_2PO_4 9.078 » » »

В целях избежания вредного действия на корневые системы полного отсутствия Ca, смесь готовилась на водопроводной воде. Опытный раствор с определенной концентрацией фосфора разливался в стеклянные сосуды цилиндрической формы емкостью на 500 см³. После этого сосуды (пока без растений) ставились в широкие металлические ведра со льдом или с водой нужной температуры. По установлении последней в опытных растворах в сосуды переносились растения, при этом корни их тщательно обмывались водопроводной водой.

Температуры, установленные вначале, строго поддерживались до конца опыта. Все опыты проводились в 2 повторностях. Растения, раз употреблявшиеся в опыте, больше не использовались.

Методика учета поглощения растениями фосфора

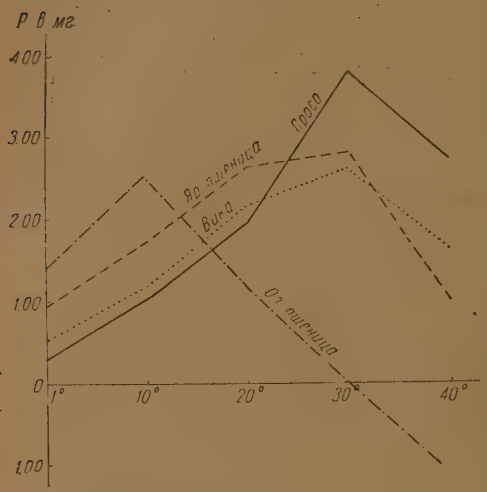
Количество фосфора, поглощенного растениями, учитывалось по разности объемов опытных растворов и разности концентраций фосфора до и после опыта, для чего брались пробы. Концентрация фосфора во внешнем растворе определялась по методу L. Pinkussen'a ([13]).

Результаты исследований

Полученные результаты по влиянию температур на поглощение растениями фосфора за 8 часов опыта приведены в сводной табл. 1 и графически представлены на фиг. 1.

Как видно из приведенных данных, деятельность корневых систем в отношении поглощения фосфора у взятых нами растений при различных температурах внешнего раствора была различна.

Так, резко отличаются между собою озимая пшеница и просо. Первая является растением, совершенно не приспособленным к поглощению фосфора при высоких температурах. Интенсивное поглощение фосфора у нее идет при температуре 1—10°, при 20° уже наблюдается резкое снижение активности поглощения. Дальнейшее возрастание температуры до 30° и выше приводит к экзосмосу и меньшему поглощению воды, что указывает на серьезные расстройства корневой деятельности этого растения. Просо, наоборот, с повышением температуры до 30° дает усиление интенсивности поглощения фосфора и даже при 40° поглощает больше, чем при 20°. Яровая пшеница и вика занимают среднее положение, и их кривые мало различаются между собой, хотя следует отметить, что вика все же более чувствительна к высоким температурам (40°), чем пшеница. Интересно сопоставить кривые поглощения фосфора при различных температурах раствора озимой и яровой пшеницы (обе — Lutescens), резкое различие которых говорит о том, что с изменением стадии развития коренным образом меняется отношение растения к высоким температурам, что свидетельствует о глубоких изменениях свойств плазмы.



Фиг. 1. Влияние температур на поглощение растениями фосфора за 8 часов опыта.

Далее, интересна зависимость корневой деятельности от повышения температуры раствора на 10°. В пределах от 1 до 10° интенсивность поглощения фосфора по всем растениям увеличивается примерно в 2 раза, т. е. температурный коэффициент поглощения в данном случае аналогичен коэффициенту химических явлений. Но у разных растений величина этого коэффициента неодинаково меняется с дальнейшим повышением температуры. По озимой пшенице температурный коэффициент равен 2 лишь в пределах от 1 до 10°; у яровой пшеницы и вики он не меняется от 10 до 20°, с дальнейшим же повышением температуры до 30° и выше величина коэффициента начинает снижаться.

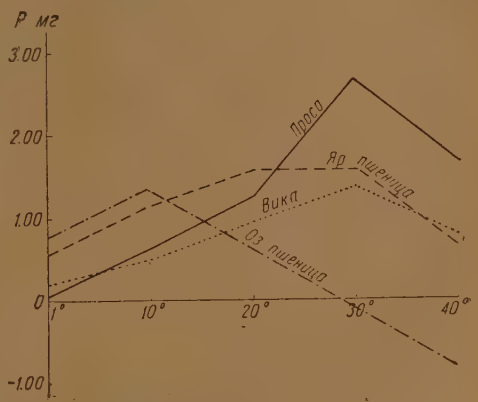
У проса как растения наиболее устойчивого к высоким температурам заметное снижение температурного коэффициента наблюдается только при достижении температуры 40°.

Таблица 1

Поглощение растениями P и воды при различных температурах внешнего раствора

Название растений	Температура растворов по С									
	1°		10°		20°		30°		40°	
	воды в см³	P в мг	воды в см³	P в мг	воды в см³	P в мг	воды в см³	P в мг	воды в см³	P в мг
Просо № 742 . .	8.00	0.630	10.00	1.020	14.00	2.010	15.00	3.840	17.00	2.750
Озимая пшеница Lutescens 0329 лин.	12.00	1.410	17.00	2.600	17.00	1.220	20.00	0.010	15.00	+1.120
Яровая пшеница 062 лин. . . .	16.00	0.930	17.00	1.740	17.00	2.650	23.00	2.830	24.00	1.010
Вика яровая . . .	10.00	0.520	11.00	1.170	12.00	2.150	12.00	2.640	18.00	1.620

В опытах нашей прежней работы (6) при изучении динамики поглощения растениями фосфора мы всегда замечали, что в первые моменты опыта концентрация фосфора в растворе резко падает, причем это падение наблюдается в течение 40—50 минут, в дальнейшем же уменьшение концентрации раствора протекает довольно равномерно. Последнее, видимо, связано с тем, что в первые моменты опыта, наряду с поглощением, имеет место адсорбция, которая, по мере насыщения плазматических пленок, перестает сказываться на поглощении и в дальнейшем не оказывает никакого влияния на количество поглощенного фосфора.



Фиг. 2. Влияние различных температур на адсорбцию P корневыми системами.

Полагая, что влияние температуры на поглощение и адсорбцию корневыми системами фосфора может быть различно, мы провели аналогичные опыты, выделив первый период, к которому, как можно было думать, преимущественно приурочено влияние адсорбции на поглощение фосфора, причем и этот период нельзя считать вполне свободным от влияния процесса длительного установившегося поглощения.

Данные по этим опытам сведены в табл. 2 и графически представлены на фиг. 2.

Данные по адсорбции фосфора (сводная табл. 2 и диаграмма на фиг. 2) совершенно аналогичны указанным данным по поглощению.

На основании полученных результатов можно сделать следующее заключение.

1. Биологические свойства растений оказывают значительное влияние на отношение их корневой деятельности к температуре. Из опытных растений просо оказалось наиболее стойким к высоким температурам — мало снижает поглощение даже при 40°, и наобо-

Таблица 2

Влияние различных температур на адсорбцию Р корневыми системами

Название растений	Адсорбировано Р, в мг				
	Температура опытных растворов по С				
	10°	10.0°	20.0°	0.0°	40.0°
Просо № 742	0.040	0.660	1.270	2.670	1 720
Озимая пшеница 0329 лин.	0.760	1.350	0.640	0.200	0.740
Яровая пшеница 062 лин.	0.590	1.170	1.540	1.560	0.660
Вика яровая	0.210	0.500	0.950	1.360	0.740

рот, озимая пшеница активно поглощает фосфор лишь при низкой температуре 1—10°.

2. Резкое различие в активности поглощения фосфора при различных температурах между яровой и неяровизированной озимой пшеницей показывает, что в свойствах плазмы с прохождением стадии яровизации происходят глубокие изменения.

3. Величина температурного коэффициента поглощения и адсорбции изменяется с возрастанием температуры, но у разных растений это изменение происходит различно.

4. Заслуживает дальнейшего изучения вопрос об отношении растений к температуре почвы по отдельным фазам развития.

Приношу глубокую благодарность проф. В. С. Буткевичу за предоставление возможности проведения работы и за ряд ценных указаний и советов при ее выполнении.

Кафедра физиологии растений и микробиологии.
Тимирязевская сельскохозяйственная академия.
Москва.

Поступило
27.XII.1037.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Альтергот В. Ф., О причинах гибели растений при высоких температурах, Изв. Ак. Наук СССР, № 1, 1936.
[2] Лепешкин В. В. (W. W. Lepeschkin), Zur Kenntnis d. Einwirkung supramaximal Temperaturen auf die Pflanzen, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXX, 1912.
[3] Лепешкин В. В., Zur Kenntnis d. Todesursache, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXX, 1912.
[4] Лепешкин В. В., Über physikalisch-chem. Ursachen d. Todes, Biol. Zentralblatt Bd. 48, 4—8, 1926.
[5] Сакс Ю., Руководство к опытной физиологии растений, Изд. ред. Цабеля, Спб., 1867.
[6] Самохвалов Г. К., К вопросу о влиянии транспирационного тока, концентрации и pH внешнего раствора на поглощение растениями фосфора, Химизация соцземледелия, № 7—8, 1936.
[7] Collander R., Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe, Jb. Bot., 60, 354, 1921.
[8] Endler J., Über den Durchtritt von Salzen durch das Protoplasma. Über die Beeinflussung der Farbstoffaufnahme in die lebende Zelle durch Salze, Biochem. Zschr., № 42, 1912.
[9] Hoagland D. R., Hibbard P. L. and Davis A. R., The influence of light, temperature, and other conditions on the ability of *Nitella* cells to concentrate halogens in the cell sap, J. gen. Physiol., 10, 121, 1926.
[10] Irwin M., The behavior of chlorides in the cell sap of *Nitella*, J. gen. Physiol., 5, 223, 1922.
[11] Osterhout W. J. V., Does the temperature coefficient of permeability indicate that it is chemical in nature Bot. Ges., 3, 317, 1917.

[12] Pfeffer W., Über Aufnahme von Anilinfarben in Lebenden Zellen, Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen, 2, 1886.
[13] Pinkussen L., Mikrometodik Quantitative Bestimmung der Mann-Blut und Organ bestandteile in kleinen Mengen für klinische und experimentelle Zwecke, 1930.
[14] Rysselberghe van, Influence de la température sur la permépabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes, Rev. de l'Inst. Botan., Bruxelles, 5, 226, 1902.
[15] Schimper A. F. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 1898.
[16] Stiles W. and Jörgensen J., Studies in permeability. II. The effect of temperature on the permeability of plant cells to the hydrogen ion., Ann. of Bot., 29, 611, 1915.
[17] White Philip R., Survival of isolated tomito roots at suboptimal and supraoptimal temperatures, Plant Physiology, № 3, v. 12, 1937.

G. K. SAMOKHVALOV. INFLUENCE OF TEMPERATURE OF THE EXTERNAL SOLUTION ON THE ABSORBTION OF PHOSPHORUS BY THE ROOT SYSTEMS OF PLANTS

SUMMARY

On the basis of the results obtained the following conclusion may be drawn:

1. The biological properties of plants have a considerable influence on the relation of their root activity to temperature. Among the experimental plants millet was found to be the most resistent to high temperature; it lowers absorbtion but little even at 40°; whereas, on the contrary, Winter wheat absorbs phosphorous actively only at a low temperature.

2. The sharp difference in the activity of phosphorus absorbtion at different temperatures between Spring and not «vernalized» Winter wheat shows that in the properties of the plasma occur profound alterations.

3. The value of the temperature coefficient of absorbtion and of adsorbtion changes with the increase of temperature, but in various plants this change occurs differently.

4. The question of the relation of plants to soil temperature according to the separate phases of development deserves further study.

I offer, herewith, my deepest thanks to Prof. V. S. Butkevitch for giving me the possibility to carry out this work and for a number of valuable indications and advice in the course of its execution.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Г. К. САМОХВАЛОВ

К ВОПРОСУ О ПОТРЕБНОСТИ РАСТЕНИЙ В ОТДЕЛЬНЫХ ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТАХ ПО ФАЗАМ ИХ РАЗВИТИЯ

Сообщение I (предварительное)

Введение

Едва ли нужно доказывать, насколько важно выяснение вопроса о потребности сельскохозяйственных растений в отдельных зольных элементах в отдельные периоды их жизни. С теоретической точки зрения разрешение его может дать много нового в области имеющихся представлений о питании растений минеральными веществами, о физиологической роли отдельных элементов, их участии в формообразовательных процессах и т. п. С точки же зрения производственного использования данных, которые могут быть получены в подобного рода исследованиях, следует указать, что они дадут возможность ближе подойти к постановке применения минеральных удобрений на более рациональную основу.

Многочисленные литературные данные по выносу различными растениями отдельных зольных элементов за весь вегетационный период не позволяют судить о потребности растений в этих элементах по отдельным периодам их развития и поэтому не могут быть использованы в целях управления минеральным питанием возделываемых культур.

Наряду с этим имеется большое количество работ в области изучения динамики поглощения растениями питательных элементов в процессе их развития, но они большей частью имели дело лишь с немногими чисто произвольно взятыми периодами роста и с немногими питательными элементами, а опытные растения при этом брались только в полевых условиях [Wilfarth H. ([64]), Andre G. ([24, 25]), J. Burd ([31]), Th, Pfeffer u. A. Rippel ([54]), Sekera F. ([59])].

В этом отношении заслуживает особого внимания опыт стахановцев социалистических полей, которые первыми стали применять периодические подкормки растений и по искусству получать высокие урожаи намного опередили опытные станции. Своим опытом стахановцы лишний раз подтвердили полную применимость теоретических положений Т. Д. Лысенко ([15]) о стадийном развитии растений в деле изучения физиологических основ минерального питания и положили начало совершенно новому подходу к исследованию этого вопроса.

Развитие растений на протяжении их жизни (однолетние растения) от посева до созревания неодинаково; поэтому и требования к отдельным факторам внешней среды — температуре, свету, влаге и, в частности, к минеральным веществам, учитывая, что роль последних в жизненных отправлениях растений строго специфична,— не могут быть все время одинаковыми.

Руководствуясь тем, что фазы развития у растений являются внешним проявлением определенных качественных изменений, мы полагали, что, исключая из питательной среды N, P, K, Ca, Mg, Fe и S в разные фазы развития, наиболее четко выраженные, можно будет на основании полученных экспериментальных данных подойти к установлению: 1) потребности растений в отдельных элементах на протяжении их вегетации и 2) дать материал для диагностики недостатка у растений отдельных зольных элементов.

Учет и систематизация внешних признаков у растений, вызываемых недостатком отдельных питательных элементов в почве, равно как и избытка (последний в естественных условиях скорее может быть исключением), могут дать наводящие мысли для суждения о том, какова химическая обеспеченность данной почвы по отношению к последним.

Описание внешних признаков, вызываемых у культурных растений недостатком необходимых элементов в почве, можно найти у Russell E. O. (58) и в ряде оригинальных работ.

Еще наблюдения Wille по вопросу о соотношениях, существующих между наличием в почве главных питательных элементов и окраской растений, показали, что недостаток питательных веществ всегда отражается на характере окраски, но наибольшие изменения в этом отношении происходят при недостатке в почве азота. Эти соотношения были установлены им особенно ярко на конопле, выращиваемой на различных удобрениях. Весьма тщательные исследования по влиянию недостатка элементов на поведение плодовых деревьев провели Wallace (62); Ginsburg G. M. (37) — с соей; Gimingham C. Ф. (38) — с горчицей; Robertson C. (57) — со злаками; Reed H. S. и Haas A. R. C. (56) — с апельсиновыми деревьями; Bewley W. F. и White H. L. (29) — с томатами; James W. O. (46) — с картофелем; Garner W. W. (32) — с табаком; Weewers T. (63) — с кормовыми травами. О симптомах недостатка азота у плодовых деревьев имеются данные в сравнительно недавней работе Hill H. (43), магния — у разных полевых культур Beaumont'a A. B. и Suell'a (28), а также данные по влиянию недостатка азота и калия на восприимчивость ячменя к «мучнистой росе» у Lowig'a E. (49). Что же касается того, какими внешними признаками характеризуется поведение растений в зависимости от недостатка в питательном субстрате того или иного элемента в отдельные периоды развития растений, в частности злаков, то таких данных очень мало.

Изменения у растений окраски листьев, строения и характера развития вегетативных органов, развития корневой системы и пр. нередко могут быть следствием ряда причин, ничего не имеющих общего с плодородием почвы, как-то: неблагоприятных метеорологических условий, повреждений насекомыми или другими паразитами и т. д.; тем не менее это нисколько не снижает их значимости как определенных показателей плодородия почвы. «Несомненно, при дальнейшем, более подробном изучении патологических явлений, совершающихся в растительном организме и являющихся следствием нарушения в них обмена веществ — под влиянием ли голодания тем

или иным элементом, или других каких-либо неблагоприятных условий их существования, связанных с почвой, к указанным выше внешним признакам можно будет прибавить и многие другие, на основании которых можно будет устанавливать более точный и разносторонний «диагноз» многих других страданий культурных растений» [Кравков С. П (14)].

Экспериментальная часть

В качестве опытного растения был взят яровой ячмень «Винер». Опыты проводились с водной культурой. Основным питательным раствором служила смесь Гельригеля следующего состава: KH_2PO_4 — 0.136 г, $Ca(NO^3)^2$ — 0.492 г, $MgSO^4$ — 0.060 г, KCl — 0.075 г на 1 л воды. Железо давалось в цитратной форме. Вода употреблялась только дестиллированная. Растения выращивались в стеклянных сосудах, емкостью на 3 л по 6 растений на 1 сосуд. Опыты проводились в двукратной повторности.

Исключение из питательного раствора N, P, S, K, Ca, Mg и Fe производилось в начале фазы кущения, стеблевания, колошения и молочной спелости. При этом элементы, исключенные в той или иной фазе, растениям до конца вегетации больше не давались. Смена растворов под растениями во всех сосудах производилась при исключении элементов. Перед тем как ставить растения на новые растворы, Hp последних устанавливалось = 6.6. Ниже приводится состав питательных растворов с исключением отдельных элементов из расчета содержания солей в граммах на 1 литр (табл. 1).

Таблица 1

Состав питательных растворов

Варианты	KH_2PO_4	$Ca(NO_3)_2$	$MgSO_4$	KCl	$CaHPO_4$	$NaNO_3$	K_2SO_4	$MgHPO_4$	Цитр. железо 5% раствор
Полн. пит. смесь Гельригеля (контроль) . .	0.136	0.492	0.060	0.075	—	—	—	—	1 см³
Без N . . .	—	—	0.060	0.150	0.136	—	—	—	1 »
» P . . .	—	0.492	0.060	0.150	—	—	—	—	1 »
» K . . .	—	0.492	0.060	—	0.136	—	—	—	1 »
» Ca . . .	0.136	—	0.060	0.075	—	0.510	—	—	1 »
» Mg . .	0.136	0.492	—	—	—	—	0.087	—	1 »
» S . . .	—	0.492	—	0.150	—	—	—	0.120	1 »
» Fe . . .	0.136	0.492	0.060	0.075	—	—	—	—	—

Кроме того, наряду с исключением калия, нами был проведен опыт с заменой калия на натрий по тем же фазам развития. В этом случае KH_2PO_4 и KCl заменялись на NaH_2PO_4 и NaCl в соответствующих количествах.

Целью такого дополнительного опыта было установить, как будут вести себя растения в данном случае, чтобы судить о значении этого элемента, потому что о роли натрия и о необходимости его в жизни растений существуют противоречивые суждения.

Так, Костычев С. П. (13) считает, что натрий совершенно не нужен для сухопутных растений и, повидимому, играет видную роль толь-

ко в жизни морских растений, особенно водорослей, а также обитателей солончаков, выполняя роль фактора, регулирующего осмотическое давление клеточного сока.

Аналогичные указания о ненужности натрия для растений можно найти у Майера А. ([16]) и других. Но в литературе за последние годы накопилось много данных, подтверждающих положительное влияние натрия на растения [Hellriegel H. ([42]), Прянишников Д. Н. ([19]), Mitscherlich E. A. ([50]), Th. Pfeiffer ([3]), Schulze ([61]), Scharer и Schropp ([60]), Якушкин И. В. ([23]), Krüger ([48]), Шнейдевин ([22]), Дружинин Д. В. ([6,7,8,9,14]), Hartwell и Donnan ([41]), Егоров М. А. ([11]), Молчанов и Дмитриева ([18]), Маруашвили Л. В. ([17]) и др.].

Одни из указанных авторов считают, что натрий препятствует образованию в почве труднорастворимых соединений калия и этим самым способствует его использованию растениями (Mitscherlich, Прянишников, Pfeiffer). Другие полагают, что благоприятное действие натрия на поведение растений обусловлено тем, что последний, видимо, принимает непосредственное участие в каких-то физиологических отправлениях растений (Дружинин).

Постановка и проведение опытов

Проращивание семян производилось в больших чашках Петри на дестиллированной воде. В качестве подстилки употреблялась фильтровальная бумага. Посев (закрепление наиболее равных по своему развитию растеньиц в парафинированные пробки и перенос их на сосуды с питательным раствором) был проведен 12.VI. До начала кущения все растения находились на питательной смеси Гельригеля нормального состава. Начало кущения было отмечено 19.VI. Но ввиду того что семена проращивались на дестиллированной воде, на которой находились до появления второго листа, и после переноса их на питательные растворы не успели достаточно оправиться, исключение элементов и первая смена растворов были проведены 23.VI. В дальнейшем исключение элементов и смена растворов проводились: 5.VII, в начале стеблевания, 23 VII, в начале колошения, и 15.VIII, когда растения (контрольные) были в фазе молочной спелости.

Переходя к изложению результатов исследования, необходимо отметить, что проведенные нами опыты не лишены некоторых весьма существенных недостатков. Так, по независящим от нас причинам мы не смогли получить данных по влиянию исключения отдельных элементов на урожай зерна и его свойства. В наиболее жаркие дни, которые совпали с началом цветения, испортился механизм, при помощи которого раздвигался вегетационный домик, благодаря чему растения оказались в совершенно ненормальных условиях для цветения. Недостаточное проветривание помещения и наличие высокой температуры, не спадающей на протяжении ряда дней, даже в ночные часы, вызвало стерильность.

Нормальное цветение прошло только у растений, лишенных азота в фазе кущения и стеблевания, которые развивались значительно быстрее, чем остальные, и цвели при других условиях. Но полученные данные по зерну у растений этих вариантов не с чем было сравнивать, потому что у других растений сплошь и рядом колосья оказались или совершенно пустыми, или имели крайне ограниченное число зерен.

Далее, создавая различные условия минерального питания путем исключения из питательного раствора отдельных элементов, мы

этим самым вносили изменения в ионный состав среды, что не могло не отразиться на физико-химическом состоянии корневых систем и общем состоянии растений, что в наших опытах не могло быть учтено.

Результаты исследований

Опыт 1. Исключение азота

Исключение азота из питательного раствора оказало сильное влияние на поведение растений. При этом, чем раньше растения лишались этого элемента, тем резче и значительнее проявлялись признаки, вызываемые его недостатком. Так, растения, лишенные азота в начале кущения, очень скоро приняли бледную окраску. Началось желтение и отмирание листьев нижних ярусов и боковых побегов. При этом пожелтение распространялось равномерно по всему листу. Корни же, наоборот, до конца вегетации сохраняли нормальный цвет, были длинные, сильно разветвленные и очень тонкие, почти паутинообразные.

Ниже приводятся данные о времени прохождения растениями фаз развития и по накоплению органической массы (табл. 2 и 3).

Таблица 2

Время прохождения фаз развития

Варианты	Посев	Начало кущения	Начало стеблевания	Начало колошения	Начало молочной спелости	Полная спелость
Контроль	—	—	2.VII	31.VII	15.VIII	17.IX
Без N от начала кущения	—	—	1.VII	25.VII	—	17.VIII
Без N от начала стеблевания	12.VI	19.VI	2.VII	27.VII	—	28.VIII
Без N от начала колошения	—	—	2.VII	31.VII	—	1.IX
Без N от начала мол. спел.	—	—	2.VII	31.VII	—	3.IX

Таблица 3

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + корни)	Вес в г: надземной массы	Вес в г: корней	Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	10.000	—
Без N от начала кущения . .	3.436	2.836	0.600	4 73	9.30	90.70
Без N от начала стеблевания	10.827	9.573	1.254	7.63	29.30	71.70
Без N от начала колошения .	22.350	20.250	2.100	9.64	60.47	39.53
Без N от начала мол. спел. .	30.436	28.036	2.400	11.68	82.37	17.63

Анализ итогов опыта показывает, что чем раньше исключался азот, тем быстрее растения вегетировали и тем меньшую дали органическую массу; последнее свидетельствует о том, что, изменяя азотное питание (сроки внесения азота и количества его), можно в значительной мере управлять процессом роста и развития растений и направлять течение и интенсивность этих процессов в желательную сторону.

На основании данных как литературных, так и полученных в наших исследованиях можно считать, что при возделывании растений на корм скоту целесообразно вносить азот на ранних фазах развития, чем можно обеспечить пышное развитие зеленой вегетативной массы и повысить питательные достоинства корма в отношении содержания в нем белковых веществ.

При возделывании зерновых культур в зависимости от климатических условий и задач производства варьированием сроков и доз внесения азота в почву можно получать различные результаты.

Избыток азота всегда способствует мощному развитию вегетативной массы, что связано с благоприятным действием его на фотосинтез [Anda Pirson (26), Головко Д. М. (3), Gassner G. u. Goeze (33, 34)] и образование ауксинов [Avery, Burkholder a. Creighton (27)], но, как правило, он задерживает начало плодоношения и созревание, поэтому при отсутствии удобренного фона внесение значительных количеств азотистых удобрений в ранние фазы развития растений для получения зрелого зерна едва ли целесообразно. Внесение же азота в более поздние фазы развития (колошение и молочная спелость) может несколько снизить прирост вегетативной массы, потому что, как было показано Hoagland'ом (41), эффективность использования растениями минеральных веществ на процессы роста с возрастом падает, но увеличит урожай зерна и содержание в нем белка и меньше отразится на длине вегетационного периода.

Внесение больших доз азота по неудобренному фону на ранних фазах развития, кроме затягивания созревания, может вызвать полегание растений и повысить восприимчивость их к грибным заболеваниям. Так, Hursch C. R. (45) показал, что у пшеницы количество склеренхимы в таких случаях уменьшается относительно колленхимы, что благоприятствует поражению растений ржавчиной, мицелий которой может развиваться только в колленхиме.

Можно полагать, что внесение больших доз азота под растения на ранних фазах их развития по удобренному фону (при наличии в почве в достаточных количествах других питательных элементов: калия, фосфора, кальция и др.) может меньше отразиться на удлинении вегетационного периода, но обеспечит мощный урожай не только вегетативной массы, но и зерна, потому что хороший колос с высокими достоинствами зерна, как показывает практика возделывания культур, в подавляющем большинстве случаев может быть только у растений, у которых хорошо развиты и стебли и листья.

Опыт 2. Исключение фосфора

При исключении фосфора в начале кущения растения в течение долгого времени продолжали развиваться совершенно нормально, более того, росли даже лучше контрольных.

Признаки, вызываемые недостатком фосфора, появились позднее и стали заметными после того, как растения пошли в трубку. К этому времени растения начали отставать в росте, наблюдавшееся же в

начале интенсивное образование боковых побегов совершенно приостановилось. Пожелтение и отмирание нижних листьев и боковых побегов началось во время колошения и наиболее интенсивно продолжалось до начала молочной спелости (табл. 4).

Таблица 4

Время прохождения фаз развития

Варианты	Посев	Начало кущения	Начало стеблевания	Начало колошения	Начало молочной спелости	Полн. спелость
Контроль	—	—	2.VII	31.VII	15.VIII	17.IX
Без P от начала кущения	—	—	2.VII	30.VII	—	25.VIII
Без P от начала стеблевания	12.VI	19.VI	2.VII	31.VII	—	28.VIII
Без P от начала колошения	—	—	2.VII	31.VII	—	7.IX
Без P от начала мол. спел.	—	—	2.VII	31.VII	—	17.IX

Указания, что недостаток фосфора вызывает у растений задержку наступления колошения [Бородина И. Н. (1)], в нашем опыте не подтвердились. Даже в случае лишения растений фосфора в таком раннем периоде, как начало кущения, растения выколосились в одно время с контрольными, а созрели на 22 дня раньше последних. Влияние исключения фосфора в последующие фазы развития на сокращение длины вегетационного периода было менее эффективным.

Лишение растений фосфора вызвало весьма характерный внешний признак — появление у них красной, а потом и пурпурной окраски на стеблях и на пленках зерна, при этом степень выраженности этого признака была тем большая, чем раньше прекращалось снабжение растений фосфором.

Согласно опытным данным Knowles F. a. Watkin J. E. (47) и Gerficke (36) с пшеницей, а также Brenchley D. (30) и Туевой О. Ф. (21) с ячменем, эти растения поглощают фосфор в наибольших количествах, главным образом, в раннем периоде их жизни. Поэтому можно было ожидать, что исключение фосфора в начале кущения должно было резко отразиться на их поведении. В наших опытах это не подтвердилось: растения развивались в течение долгого времени значительно лучше контрольных, о чем можно было судить по интенсивному кущению, темнозеленой окраске листьев и вполне нормальному развитию корневой системы. Признаки же угнетения начали проявляться, когда растения переходили к трубкованию. Pember и Lean (52), работая с ячменем, пришли к другому заключению и своими опытами показали, что ячмень воспринимает фосфор как в более ранний, так и более поздний периоды [Ермолаева (12)].

Указания названных авторов хорошо согласуются с данными Самохвалова Г. К. (20), которым в опытах с ячменем (в водных культурах) при изучении динамики поступления зольных элементов по фазам развития было установлено, что фосфор продолжает поступать в растение в больших количествах до восковой спелости.

Таблица 5

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + корни)	Вес в г		Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %
		надземной массы	корней			
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	100	—
Без P от начала кущения . .	10.650	8.450	1.200	7.88	28.82	71.18
» » » » стеблевания	17.000	15.425	1.575	9.79	45.99	54.01
» » » » колошения .	25.050	23.350	1.700	13.74	67.78	32.22
» » » » мол. спел. .	29.400	27.114	2.286	11.86	79.54	20.46

Однако данные по приросту органической массы (табл. 5) при исключении фосфора в ранние фазы развития подтверждают, что фосфор нужен растениям в первые периоды их жизни.

Опыт 3. Исключение калия

К недостатку калия ячмень оказался наиболее отзывчивым. Исключение калия из питательного раствора, особенно в начале кущения и даже во время стеблевания, вызвало у растений остановку роста и развития, сопровождавшуюся массовым пожелтением и отмиранием листьев и боковых побегов, которых после исключения калия вначале появилось много, хотя очень слабых и хилых. При недостатке азота пожелтение листьев распространялось по всей пластинке, в данном же случае оно начиналось на верхушках и по краям, а затем шло по направлению к середине листа.

Растения, находившиеся на питательном растворе без калия с начала кущения и стеблевания, в конечном счете погибли и были убраны — первые 26.VIII, а вторые — 1.IX, не дав нормально развитых стеблей и не выколосившись.

Растения остальных вариантов — с исключением калия в начале колошения и молочной спелости — закончили вегетацию 4.IX и 14.IX.

Далее, исключение из питательного раствора калия в различные фазы развития растений сопровождалось появлением на них ржавчины, причем степень восприимчивости к этому паразиту была тем большей, чем раньше растения лишались калия.

Наличие серой тусклой окраски листьев и стеблей, их всегда несколько завядшее состояние и такой же цвет корней, слегка вытянутых, мягких и чрезмерно водянистых, говорят о том, что калийное голодание вызывает у растений глубокие расстройства всех жизненных отправлений. Это видно из того (табл. 6), что растения дали малый прирост органической массы даже в том случае, когда калий исключался в фазе молочной спелости (63.96% от контроля); в случае же исключения калия в начале кущения и стеблевания растения погибли, не дав колоса.

Можно считать поэтому, что калий необходим для растений на протяжении довольно длительного периода их жизни. Симптомы же недостатка калия указывают с большой очевидностью на то, что физиологическая роль калия в жизни растений весьма сложна и многообразна. Очень возможно, что калий принимает участие

Таблица 6

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + корни)	Вес в г		Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %
		надземной массы	корней			
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	100.00	—
Без K от начала кущения	4.314	3.924	0.390	10.06	11.68	88.32
» » » » стеблевания	7.625	6.685	0.940	7.11	20.64	79.36
» » » » колошения	13.650	12.400	1.250	9.92	36.93	63.07
» » » » мол. спел.	23.640	21.078	2.562	8.23	63.96	36.04

в регулировании осмотических свойств клеток [Morse F. W. (51)], обусловливает анатомические особенности отдельных тканей [Purvis O. H. (55)], влияет на содержание и деятельность хлорофилла [Бриллиант В. А. и Белова Т. А. (2)], принимает участие в превращениях и транспорте белков и углеводов [Gregory F. G. (39), James W. O. (46) и др.], усиливает энергию фотосинтеза [Головко Д. М. (3)], влияет на использование азота растениями [Gassner G. u. Franke W (35)] и на дыхание [Gregory F. G. (39)].

Опыт 4. Замена калия на натрий

Замена калия натрием по всем взятым вариантам, как правило, способствовала улучшению состояния растений; последние развивались лучше, чем без калия, были менее восприимчивыми к грибным заболеваниям и имели более здоровую корневую систему. Тем не менее на основании наших данных (табл. 7) было бы неверным утверждать, что натрий в данном случае в какой-то мере заменил роль калия, как склонны думать об этом Russel (58) и некоторые дру-

Таблица 7

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + корни)	Вес, в г		Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %
		надземной массы	корней			
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	100.00	—
К замен. на Na в начале кущения	13.091	11.891	1.200	9.91	35.41	64.59
К замен. на Na в начале стеблевания	20.266	18.046	2.220	8.13	54.86	45.14
К замен. на Na в начале колошения	25.650	23.124	2.526	9.15	69.40	30.60
К замен. на Na в начале мол. спел.	28.164	25.200	2.964	7.15	76.09	23.91

гие авторы. Мы считаем, что полученное нами различие в поведении растений могло быть обусловлено физиологической неуравновешенностью ионного состава среды, так как питательная смесь без калия одновалентных катионов не содержала.

Результаты наших исследований не дают возможности судить о непосредственном влиянии натрия на физиологические функции растений, но и не исключают возможности такого влияния.

Так, Маруашвили Л. В. ([17]) было установлено, что соли натрия при известных концентрациях их в растворе способствуют не только накоплению растениями калия, но и азота и фосфора. Далее, если сравнивать полученные нами данные по приросту органической массы с данными опыта 3, где при исключении калия натрий не вносился, то можно заметить, что натрий оказал наиболее благоприятное действие на растения на ранних фазах их развития.

Возможно, что натрий действительно необходим растениям, но в каком отношении и в какие периоды их жизни, на этот вопрос можно ответить только путем постановки углубленного эксперимента.

Опыт 5. Исключение кальция

Лишение растений кальция, особенно в начале кущения, вызвало следующие явления: растения плохо росли и медленно развивались. Листья и стебли очень скоро потеряли яркость зеленой окраски и стали бледнеть. Корни перестали ветвиться, расти в длину и потемнели. В дальнейшем появилось много отмерших листьев и побегов, образующиеся же вновь молодые корешки быстро темнели и отмирали, и к началу колошения образование их совершенно прекратилось. Растения образовали хилые стебли и колосья, которые так и не вышли из трубки. 29.VIII растения погибли и были убраны. Растения, находившиеся без кальция от начала стеблевания, также погибли и были убраны 31.VIII. Исключение кальция в молочной спелости вызвало некоторое потемнение корневой системы и почти совсем не отразилось на приросте надземной массы.

Таблица 8

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + корни)	Вес, в г		Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %
		надземной массы	корней			
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	100.00	—
Без Ca от начала кущения .	4.566	4.092	0.474	8.64	12.36	87.64
» » » » стеблевания	6.525	5.975	0.650	9.38	17.93	82.07
» » » » колошения	18.800	17.215	1.285	13.40	50.06	49.94
» » » » мол. спел .	33.600	31.140	2.460	12.66	90.90	9.10

Рассматривая данные по накоплению растениями сухого вещества (табл. 8), следует отметить, что кальций по сравнению с азотом и калием нужен растениям только в раннем периоде их жизни, когда в

растениях наиболее интенсивно идут процессы роста, формообразования и накопления органических веществ. Последнее в одинаковой мере относится как к надземным органам, так и к корневой системе.

Опыт 6. Исключение магния

Исключение магния, как и кальция, на ранних фазах развития — в начале кущения и стеблевания — оказало большее влияние, нежели исключение его в последующие фазы — колошение и начало молочной спелости. Отставая в росте, растения начали быстро бледнеть. Началось массовое пожелтение и отмирание листьев, причем пожелтение их шло одновременно по всем ярусам. Растения интенсивно и долго кустились. Стебли получились слабо развитые, тонкие, и только некоторые из них имели зачаточный колос. Растения, лишенные магния в начале кущения и стеблевания, в конечном счете погибли и были убраны, первые — 28.VIII, вторые — 31.VIII.

Лишение растений магния в фазе кущения привело к снижению урожая органической массы на 86.41% и на 71.72% в фазе стеблевания (табл. 9). Резкое снижение веса органической массы при недостатке магния показывает, какую большую роль он играет в жизненных отправлениях растений. Согласно с общепринятыми взглядами, полученные нами данные позволяют заключить, что магний нужен растениям не только для образования хлорофилла, но и для других физиологических процессов, связанных не только с ростом, но и с развитием растений, которые при отсутствии этого элемента не могут итти нормально.

Таблица 9

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + + корни)	Вес в г		Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %
		надземной массы	корней			
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	100.00	—
Без Mg от начала кущения .	5.025	4.52	0.500	9.05	13.58	86.41
» » » » стеблевания	10.450	9.26	1.18	7.83	28.28	71.72
» » » » колошения	27.210	24.426	2.784	8.77	73.64	26.36
» » » » мол. спел.	34.086	30.846	3. 40	9.52	92.23	7.77

Опыт 7. Исключение серы

Растения, находившиеся на питательном растворе без серы с начала кущения, очень скоро приняли хлоротичный вид и до конца вегетации остались низкорослыми. Стебли оказались утолщенными и с значительно укороченными междоузлиями. Растения выколосились, но колосья также были укороченными. После появления колосьев стебли и особенно листья, прямо стоящие, укороченные и с острыми верхушками, стали густо зелеными и такими оставались до полного пожелтения колосьев. Начавшееся отмирание листьев и стеблей шло очень медленно и сопровождалось интенсивным образованием подгона со всеми признаками, отмеченными уже выше. Такие же явления наблюдались у растений, находившихся без

серы с фазы стеблевания, но выражены они были слабее. Растения, находившиеся без серы в начале колошения и молочной спелости, отличались от контрольных некоторой укороченностью листьев и более интенсивной зеленой окраской.

Сравнивая растения на недостатке серы с другими, видно, что исключение серы в отличие от других элементов оказало наиболее своеобразное влияние на их формообразование.

Далее, необходимо подчеркнуть другое, не менее интересное явление. Несмотря на более раннее начало стеблевания и относительно интенсивное формирование стеблей, растения, лишенные серы в начале кущения и стеблевания, выколосились и закончили свой вегетационный период позднее контроля. Если контрольные растения были убраны 17.IX, то растения, находившиеся на питательном растворе без серы с фазы кущения,— 23/IX, с фазы стеблевания — 18.IX, с фазы колошения — 14.IX и от молочной спелости — 9.IX.

Таким образом, чем раньше была исключена сера, тем позднее растения созревали, и только исключение серы в фазе молочной спелости ускорило развитие растений на 8 дней против контроля.

Как показывают данные (табл. 10), наименьший урожай органической массы получился при лишении растений серы в ранние периоды их жизни.

Таблица 10

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + корни)	Вес в г		Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %.
		надземной массы	корней			
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	100.00	—
Без S от начала кущения .	15.455	13.892	1.563	8.89	41.80	58.20
» » » » стеблевания	26.614	23.442	2.172	10.79	69.30	30.70
» » » » колошения	29.640	27.462	2.178	12.51	80.19	19.81
» » » » мол. спел.	32.070	29.447	2.623	12.30	86.76	13.24

Опыт 8. Исключение железа

При постановке этого опыта нам казалось, что установление сколько-нибудь значительных изменений в поведении растений едва ли возможно, потому что железо нужно растениям, по сравнению с другими элементами, в незначительных количествах, и, пользуясь очень простой методикой отмывки корней, нам не удастся полностью освободиться от него. Тем не менее, вопреки нашим ожиданиям, результаты опыта получились настолько характерными, что на них необходимо остановиться.

Как и следовало ожидать, исключение железа вызвало хлороз растений, но степень выраженности этого явления получилась различной и находилась в прямой зависимости от времени исключения данного элемента из питательного раствора. Не менее резкие изменения вызвало отсутствие железа и в развитии корневой системы. Корни были значительно утолщенными, слабо ветвились и почти не росли в длину.

Далее, растения вегетировали дольше контрольных и были убраны 20.IX. Преждевременная уборка была вызвана тем, что растения в сильной степени были поражены «мучнистой росой» и имели мертвые корни, сделавшиеся серыми и слизистыми. Стебли и листья при этом, несмотря на хлоротическое состояние даже у растений, у которых исключение железа было проведено в начале кущения и стеблевания, были еще вполне жизнеспособными, и пожелтели только колосья.

Отмеченное нами запаздывание вегетирования растений могло быть обусловлено тем, что при недостатке железа метаболитические процессы, а с ними формирование и старение тканей протекали более медленно, но достоверность этого может быть установлена только путем постановки специального исследования.

Какое значение имеет железо в накоплении растениями органической массы, видно из данных табл. 11.

Если на поздних фазах развития исключение этого элемента на накопление органического вещества не оказало почти никакого влияния (фаза молочной спелости), то у растений, находящихся на питательном растворе без железа, с фазы кущения оно снизилось до 64.42% от контроля.

Таблица 11

Накопление сухого вещества

Варианты	Возд.-сух. вес 6 раст. в г (надз. масса + корни)	Вес в г		Отношение веса надз. массы к весу корней	Общий урожай в % от контроля	Снижение урожая в %
		надземной массы	корней			
Контроль	36.960	33.960	3.000	11.32	100.00	—
Без Fe от начала кущения .	13.150	11.215	1.935	5.80	35.58	64.48
» » » » стеблевания	22.230	20.095	2.135	9.41	60.16	39.82
» » » » колошения	26.100	23.814	2.286	10.41	70.62	29.34
» » » » мол. спел. .	35.142	31.902	3.240	9.85	95.08	4.92

Выводы

Проведение опытов с водными культурами в условиях, резко отличных от полевого опыта, и отсутствие данных по влиянию исключения отдельных питательных элементов на урожай зерна и его достоинства затрудняют нас сделать широкие обобщения; тем не менее можно отметить ряд наиболее важных положений, которые вытекают из результатов нашей работы и представляют с теоретической и производственной точек зрения известный интерес.

1. Данные по приросту сухого вещества и фенологические наблюдения показывают, что значение отдельных питательных элементов в процессах, связанных с развитием и формообразованием растений, а также потребность в них как за весь вегетационный период, так и по фазам развития растений далеко не одинаковы.

2. Внешние признаки, вызываемые у растений недостатком в питательном растворе того или иного элемента, проявляются достаточно рельефно и специфично.

3. Постановка опытов с исключением кальция, магния, серы и железа,— элементов, которые, как принято считать, находятся в почве

всегда в достаточных количествах, показала, что изучение питания растений этими элементами и их физиологической роли необходимо наравне с азотом, калием и фосфором.

ЛИТЕРАТУРА

1 Бородина И. Н., Влияние азотного и минерального питания на выколашивание ячменя и проса при различной длине дня, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., т. XXVII, 1931.
2 Бриллиант В. А. и Белова М. А., Эксперимент. ботаника, № 3, 1938.
3 Головко Д. М., Влияние азотистого и калийного питания на фотосинтез и рост сахарной свеклы, журн. «Свекловичное полеводство», № 1, 1938.
4 Дружинин Д. В., Х. С. З., № 11-12, 1935.
5 Дружинин Д. В., Х. С. З., № 11, 1936.
6 Дружинин Д. В., журн. «Калий», № 10, 1935.
7 Дружинин Д. В., журн. «Калий», № 7, 1935.
8 Дружинин Д. В., журн. «Калий», № 8, 1935.
9 Дружинин Д. В., журн. «Калий», № 10, 1932.
10 Дружинин Д. В., журн. «Калий», № 3, 1934.
11 Егоров М. А., Вопросы зольного питания, 1923.
12 Ермолаева Е. Я., Экспер. ботаника, Тр. Бот. инст. Акад. Наук СССР, вып. 3, 1938.
13 Костычев С. П., Физиология растений, ч. II, 1933.
14 Кравков С. П., Почвоведение, СХГ, 1937.
15 Лысенко Т. Д., Теоретические основы яровизации, 1936.
16 Майер А., Учение о питании зеленых растений, 1928.
17 Маруашвили Л. В., Влияние солей натрия на поступление калия в растения и на повышение урожая, Диссертационная работа.
18 Молчанов и Дмитриева, Х. С. З., № 11, 1936.
19 Прянишников Д. Н., Агрохимия, 1936.
20 Самохвалов Г. К., Влияние различной продолжительности освещения на динамику поступления минеральных элементов в растения (работа готовится к печати).
21 Туева О. Ф., Изв. Биол. н.-и. инст. при П.Г.У., 6, 1927—1929.
22 Шнейдевин, Питание с.-х. культурных растений, 1933.
23 Якушкин И. В., Из результ. вег. оп. и лаб. раб., т. VIII, 1912.
24 Andre G., Ref. Chem., Zbl., 151, 1378, 1910.
25 Andre G., Ref. Chem., Zbl., 154, 1627, 1817, 1912.
26 Andre Pirson, Zschrift für Botanik, Bd. 31, H. 4/5, 1937.
27 Avery, Burkholder a. Creighton, Proceed Nat. Acad. of Sciences of USA, vol. 22, 1936.
28 Beaumont A. B and Suell M. E., J. Agric. Res., vol. 50, No 6, 1935.
29 Bewley W. F. and White H. L., Ann. Appl. Biology, 13, 323, 1926.
30 Brenchley D., Ann. Bot., 43, 1929.
31 Burd J., J. Agric. Res., 18, 51, 1919.
32 Garner W. W., Journ. Agric. Res., 23, 27, 1923.
33 Gassner G. und Goeze G., Plante, B. 20, H. 2, 1933.
34 Gassner G. u. Goeze G., Zschrift für Botanik, B. 57, H. 5/6, 1934.
35 Gassner G. und Franke W., Phytopath. Ztschr., VII, 2, 187—222, 1934.
36 Gericke, Science, 60, 1924.
37 Ginsburg G. M., Soil Sci., 20, 1925.
38 Gimingham C. T., Agric. Education Assoc. Repts, 1922.
39 Gregory F. G., Ann. of Botany, 43, 119—161, 1929.
40 Gregory G. F. and Sen P. K., Ann. of Botany, vol. I, No 3, 1937.
41 Hartwell and Donnan, R. J. Agric. Exp. St., B. 177, 199.
42 Hellriegel H. Arb. Deut. Landw. Gesell., Heft 34.
43 Hill H., Scientific Agric., vol. XVI, No I, 1935.
44 Hoagland D., J. Agric. Res., 18, 1919.
45 Hursch C. R., J. Agric. Res., 27, 1924.
46 James W. O., Annals of Botany, 44, 173, 1930.
47 Knowles F. and Watkin J. E., J. Agric. Sci., 21, 1931.
48 Krüger, Zschrift des Vereines v. Deutsch. Zuckerindustrie, 1914.
49 Lowig E., Landw. Jahrb., Bd. 81, H. 2, 1935.
50 Mitscherlich E. A., P. Ges. Gel. in Königsberg.
51 Morse F. W., J. Agric. Res., 35, 939, 1927.
52 Pember u. Lean, R. S. Agr. Exp. Sta., Bul. 199, 1925.
53 Pfeffer Th., Mitteil. f. Landw. Inst. in Breslau, Bd. III, 1905.
54 Pfeffer Th. u. Rippel A., Fühlings Landw. Ztg., 69, 165, 1921.

[55] Purvis O. H., J. Agric. Sci., 9, 338, 1919.
[56] Reed H. S. and Haas ARC Cal. Agric. Exp. Sta., Techn. Paper, 11, 1923.
[57] Robertson C. J. Agric. Northern Irland, 17, 1927.
[58] Russel E. Q., Почвенные условия и рост растений, 1936.
[59] Sekera F., Z. Pflanz. nernährg usw., 7, 533, 1928.
[60] Scharer nnd Schropp D-Ern. d. Pfl, H. 18, S. 3 d., 1935.
[61] Schulze D., Landw. V. St, B. LXXIX und LXXX, 1913.
[62] Wallace T., Ann. Appplied Biology, 17, 649, 1930.
[63] Weevers T., Rec. Trav. Bot. Neerland, 8. 289, 1911.
[64] Wilfarth H., Z. Ver. dtsch. Zuckerind., 51, 983, 1901.

G. K. SAMOKHVALOV. ON ASH REQUIREMENTS OF PLANTS AT DIFFERENT PHASES OF THEIR DEVELOPMENT

SUMMARY

Our experiments had as their aim to establish: 1) the ash requirements of plants during the entire vegetative period and at the most critical moments in their life as regards their provisioning with mineral substances; 2) methods of diagnosing the lack in plants of any of the ash elements.

Such experiments are necessary, because the numerous data in the literature on the absorption by different plants of nutritive elements during the entire vegetative period, or during parts of this period taken purely at random, do not enable one to judge as to the nutrient requirements of plants at the different phases of their development, and, hence, cannot be utilized for the purpose of rationally directing the mineral nutrition of crop plants. Moreover, by taking into account and systematizing the external characters induced in plants by lack, or excess, of certain nutrient elements in the soil, one may judge as to how well any given soil supplies such elements.

In experiments with water cultures (using the spring barley «Viner» as the plant under experimentation), by excluding from the nutrient solution any of the following ash elements — N, P, K, Ca, Mg, S, and Fe — at the various phases of development, it was found that:

1. These nutritive elements differ greatly in their significance with respect to the processes connected with the development and formgenesis of plants and also in the amount required during the entire vegetative period and at the different phases of a plant's development.

2. The external characters induced in plants as a result of one or another element being lacking in the nutrient solution are quite marked and specific.

3. Experiments on the exclusion from the nutrient solution of caicium, magnesium, sulphur, and iron showed that the study of the absorption by plants of these elements and their physiological rôle is as necessary as that of nitrogen, potassium, and phosphorus.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Р. Х. ТУРЕЦКАЯ

ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОАУКСИНА НА УКОРЕНЕНИЕ ЧЕРЕНКОВ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ

Автор ставил своей задачей изучить действие гетероауксина на укоренение черенков многолетних растений. Для этой цели им были взяты в опыт черенки лимона, трифолиаты, апельсина, фейхои, маслины, магнолии, хризантемы и листья лимона. Эти черенки выдерживались в растворах гетероауксина от 6 до 54 часов в следующих концентрациях: 50 мг, 25 мг и 10 мг на 100 см³ воды. Гетероауксин ускорил корнеобразование у черенков лимона, трифолиаты, апельсина, фейхои, магнолии и у листьев лимона. У однолетних и трудноукореняемых черенков маслины под воздействием гетероауксина образовались только каллюсы. Кроме ускорения корнеобразования, гетероауксин вызывал образование корней намного выше среза вдоль по стеблю и увеличивал у черенков общее количество корней в несколько раз.

Целый ряд работ, появившихся за последние два года, показывает, что гетероауксин ускоряет корнеобразование у многих однолетних и многолетних растений.

С целью вызвать образование корней у растений Лайбах [12], Лайбах и Фишних [13, 14], Фишних [7, 8] применяли индолуксусную кислоту или гетероауксин в виде ланолиновой пасты. Этой пастой они смазывали эпикотили конских бобов, стебли томатов и колеусов, целые листья, жилки и черешки листьев колеуса. Во всех случаях на смазанных гетероауксином частях растений через 3—5 дней появились корни; у эпикотилей конских бобов через 3 дня наблюдалось сильное утолщение и большие наросты каллюсов. Впоследствии Купер [5, 6] показал, что гетероауксин вызывает корнеобразование черенков у *Citrus Limonium* Hook, *Chrysanthemum indicum L.* и др. Черенки обрабатывались гетероауксином в виде ланолиновой пасты или выдерживались в его растворах в течение 8—15 часов в зависимости от концентрации. Метод погружения черенков в раствор оказался более эффективным для ускоренного образования корней, чем метод смазывания ланолиновой пастой. Циммерман, Вилькоксон и Гитчкук в Бойс-Томпсоновском институте [9, 10, 15] показали, что целый ряд кислот — производных индола и фенила (индолилуксусная, индолилпропионовая, фенилуксусная и другие кислоты) являются сильными стимуляторами корнеобразования. Были исследованы томаты, табак, африканский бархатец, подсолнечник и ряд других легко укореняющихся культур. Упомянутые кислоты в небольших концентрациях вводились в растения при помощи ланолиновой пасты (смесь ланолина и препарата) или в виде раствора и вызывали образование воздушных корней как у целых растений, так и у черенков. Для каждого препарата авторы установили предельные концентра-

ции, при которых идет новообразование или стимуляция корней. В их опытах так же, как и в опытах Купера, было установлено, что гетероауксин в виде водного раствора действует сильнее, чем в смеси с ланолином.

В своих опытах 1936 г. Гитчкук и Циммерман ([11, 17]) имели дело не только с травянистыми растениями, но также и с черенками древесных пород (*Taxus cuspidata* S., *Acer palmatum* Th., *Pachysandra terminalis* Sieb. et. Zucc.). Черенки брались с ветвей взрослых деревьев и погружались в растворы вышеперечисленных кислот. Корни появлялись из ткани коры намного выше основания стебля и в значительно большем числе, чем у контрольных растений. Кроме кислот, Циммерман ([17]), Гитчкук и Вилькоксон обрабатывали целые растения эфирами производных индола, нафталена, фенила; эфиры оказались более эффективными в стимулировании корнеобразования, чем соответствующие им кислоты. Например, метил β-индолил ацетат более активно стимулировал корнеобразование, чем β-индолилуксусная кислота. Это связано, повидимому, со способностью эфиров проникать в растения лучше кислот. Возможно, что эфиры, поступая в ткани, гидролизуются в кислом клеточном соку.

В 1936 г. в Институте физиологии растений АН были широко поставлены опыты по выяснению влияния этилена в окиси углерода на корнеобразование, но эти газы не дали эффективных результатов в укоренении черенков многолетних растений ([3]). В работе 1937 г. мы поставили своей задачей при помощи гетероауксина вызывать корнеобразование у трудноукореняющихся и ускорять укоренение некоторых многолетних растений. Предварительное сообщение о проведенной нами работе с гетероауксином опубликовано в Докладах Академии Наук ([4]). К этому времени появились также работы с гетероауксином других советских физиологов. Гоголашвили и Максимов ([3]) действием гетероауксина ускорили укоренение черенков трифолиаты и добились частичного укоренения трудноукореняющихся черенков мандарина. Комиссаров ([2]) ставил опыты с черенками различных древесных пород. Черенки брались различной вегетации. Если в обычных условиях летние черенки *Populus alba* укоренялись на 10, 15, 35%, то черенки, обработанные гетероауксином, дали укоренение на 65, 94 и 101% .Такая же картина получилась со многими другими растениями, взятыми в его опытах.

Экспериментальная часть

Черенки растений обрабатывались гетероауксином, который был нами получен из Канады от доктора Манске. Опыты с гетероауксином проводились на черенках лимона (*C. Limonium* Hook), трифолиаты (*Poncirus trifoliata* Raf.), фейхои (*Feijoa* Berg), апельсина (*C. sinensis* Osb.), маслины (*Olea europaea* L.), магнолии (*Magnolia*), хризантемы (*Chr. indicum* L.) и на листьях лимона (*C. Limonium* Hook). Обработка черенков и листьев производилась путем погружения их в водные растворы. Брались следующие концентрации гетероауксина:

50 мг на 100 см³ воды в этой концентрации черенки выдерживались 6 часов
25 » » 100 » » » » » » выдерживались 48 часов
10 » » 100 » » » » » » выдерживались 64 часа

вода + спирт (контроль) в этой концентрации черенки выдерживались 54 часа
вода (контроль) » » » выдерживались 54 часа

В опытах был взят вариант вода + спирт в связи с тем, что гетероауксин в воде почти нерастворим и предварительно растворялся в нескольких каплях этилового спирта (0.6—0.7 см³ спирта на 100 см³ воды), а затем уже этот раствор смешивался с водой. Спирт сам по себе в этих количествах стимулирующего действия на корнеобразование не оказывал. После выдерживания черенков в растворах гетероауксина и в воде они высаживались в промытый песок в парник. Ниже приводятся результаты опытов.

Черенки трифолиаты (*Poncirus trifoliata* Raf.) однолетних сеянцев без листьев были поставлены в опыт в начале апреля по 4 черенка в каждом варианте. Через 4 недели черенки, обработанные гетероауксином, дали маленькие корни, а через 6 недель — мощную корневую систему; контрольные черенки к этому времени только начали образовывать каллюсы. Состояние черенков трифолиаты через 6 недель после начала опыта представлено на фиг. 1. Все три концентрации показали себя эффективными в отношении корнеобразования у черенков трифолиаты. При погружении черенков в растворы концентрации 50:100 и 25: 100 основания черенков немного страдали, и образование корней наступало по стеблю выше среза и в большем количестве, чем в концентрации 10:100. Очевидно, наиболее подходящая концентрация гетероауксина для трифолиаты должна быть в промежутке между 10 и 25 мг на 100 см³ воды.

Фиг. 1. Влияние гетероауксина на корнеобразование черенков трифолиаты (*Poncirus trifoliata* Raf.).

1—50 мг гетероауксина на 100 см³ воды
2—25 » » » » » »
3—10 » » » » » »

(Фото V. 1937)

Черенки лимона (*C. Limonium* Hook) были взяты в середине мая с трехлетних растений вегетации текущего года, находившихся в кадках в условиях оранжереи. Всего было взято 60 черенков по 12 штук в каждый опытный вариант; через три недели после начала опыта черенки, погружавшиеся в растворы гетероауксина всех концентраций, начали давать обильные маленькие корни, начиная от основания и выше по стеблю; при этом происходило сильное разбухание стебля и разрыв поверхностных тканей. Контрольные черенки к этому времени оставались без изменений. К середине июня мы имели сильное образование корней у всех опытных черенков и по одному еле заметному корню у 2 контрольных черенков. Образование корней у опытных черенков изображено на фиг. 2. В начале июля контрольные черенки также дали корни. Но если у опытных

черенков имелось от 9 до 25 мощных корней, то у контрольных черенков образовывалось от 2 до 4 корней. Все три концентрации оказались эффективными и ускоряли корнеобразование у черенков лимона; концентрации 50 : 100 и 25 : 100 наряду с сильной стимуляцией корнеобразования вызывали повреждение и некроз основания

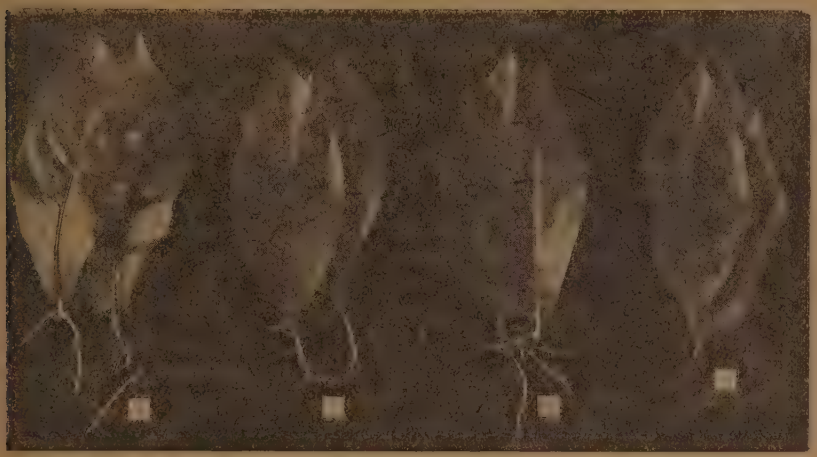
Фиг. 2. Влияние гетероауксина на корнеобразование у черенков лимона (*Citrus Limonium* Hook).
1—50 мг гетероауксина на 100 см³ воды
2—25 » » » » » »
3—10 » » » » » »
(Фото 23. VI. 1937)

черенка, но корни появлялись выше основания вдоль по стеблю. Необходимо отметить, что температура, при которой выдерживались черенки лимона, колебалась в пределах от 13 до 28° С. Можно думать, что при постоянной температуре в 28—30° результаты действия гетероауксина сказались бы раньше. Кроме того мы обработали гетероауксином черенки лимона в подмосковном совхозе Чашечниково и на Московской станции юных натуралистов. Опыты были поставлены в начале ноября, когда черенки лимона укоре-

Фиг. 3. Растения лимона (*Citrus Limonium* Hook). Слева растения, обработанные гетероауксином, справа контрольные.
(Фото 31. VIII. 1937)

няются медленно. Черенки, обработанные гетероауксином, дали через три недели обильное корнеобразование, а контрольные черенки начали давать по 1—2 корня только через $1^1/_2$ месяца. Укоренившиеся опытные черенки идут в рост значительно быстрее, чем контрольные. Контрольные растения только начинают давать по-

беги, тогда как опытные уже имеют новые побеги и молодые верхушки (фиг. 3). И в дальнейшем росте у опытных растений развивается более мощная корневая система, чем у контрольных растений. Растение, получившееся от черенка, обработанного гетероауксином, имеет корневую систему, отличную от обычного растения лимона. Корни у опытного растения короткие и толстые, расположены веерообразно, что обеспечивает большую площадь питания



Фиг. 4. Образование корней листьями лимона *Citrus Limonium* Hook под влиянием гетероауксина

1—50 мг гетероауксина на 100 см³ воды
2—25 » » » » » »
3—10 » » » » » »

(Фото 11.VIII. 1937)

для растения. Благодаря этому самое растение получается более мощным. Такое растение очень удобно для кадочной культуры лимона.

Листья лимона (*C. Limonium* Hook) укореняются намного труднее черенков. Нами брались в опыт листья, оставшиеся от черенкования побегов лимона. Через три недели после постановки опыта черенки обработанных листьев сильно набухли и немного побелели и через 5 недель начали давать корни. Спустя 8 недель появились большие корни первого порядка с наметившимися на них корнями второго порядка; контрольные листья к этому времени остались без изменений. У опытных листьев образовывались по 2—3 корня (фиг. 4).

Для черенков апельсина (*C. sinensis* Osb.) сорта «Турецкий» срезались верхушки однолетних семенных растений. В каждый вариант бралось по 10 черенков. Через три недели все опытные черенки дали небольшие корни, контрольные черенки образовали только каллюсы. Через 4 недели у опытных черенков имелись уже большие корни, достигавшие в большинстве случаев 3.5 см длины. Корни образовались много выше основания и в большом числе. У контрольных черенков корни еле наметились. Развитие корней у черенков апельсина через 5 недель после постановки опыта представлено на фиг. 5.

Черенки фейхои (*Feijoa* Berg) были взяты с кадочных растений в полуодревеснелом состоянии. Черенки, обработанные раствором гетероауксина, через месяц дали обильные корни в коли-

Фиг. 5. Влияние гетероауксина на корнеобразование черенков «Турецкого» апельсина (*Citrus Sinensis* Osb.)

1—50 мг. гетероауксина на 100 см³ воды
2—25 » » » » » »
3—10 » » » » » »

(Фото 23. VIII. 1937)

честве 25 штук на черенок; основание стебля сильно разбухло. Контрольные черенки образовали слабые и тонкие корни значительно позже и в количестве 4—5 штук. Фиг. 6 показывает состояние опытных и контрольных черенков: у опытных большие корни, у контрольных каллюсы. Кроме того был поставлен опыт с зелеными черенками фейхои, но через короткий срок и опытные и контрольные черенки засохли.

Фиг. 6. Черенки фейхои (*Feijoa* Berg)

1—50 мг. гетероауксина на 100 см³ воды.
2—10 » » » » » »

Культура маслины. *Olea europaea* L. размножается исключительно черенками 3-летней и 4-летней вегетации. Сами черенки толстые, длиною 50 см, дают укоренение только на 60%, и процесс этот продолжается 6 месяцев и дольше. Практики заинтересованы в том, чтобы добиться укоренения прироста прошлого и текущего годов. Работа с маслиной нами проводилась

в Никитском ботаническом саду[1] в начале июля. Обрабатывались гетероауксином черенки разной вегетации с различным количеством междоузлий и листьев. Через 10 дней после обработки опытные черенки вегетации текущего года дали калюсы, контрольные черенки оставались без изменений. Но через короткий срок каллюсы начали чернеть, и в конце концов и опытные и контрольные черенки погибли. Гибель опытных и контрольных черенков объясняется, быть может,

Фиг. 7. Черенки хризантемы (*Chrysanthemum indicum* L.). Слева черенки, обработанные гетероауксином, справа контрольные

тем, что начало июля — неподходящий срок для черенкования маслины. Давно известно, что образование каллюса не всегда ведет к образованию корней. Но вызванное гетероауксином каллюсообразование у черенков маслины показывает, что, применив гетероауксин, можно добиться укоренения маслины гетероауксином, основательнее изучив агротехнические приемы в отношении черенкования маслины.

Черенки хризантемы мелкоцветного сорта (*Chr. indicum* D.) через 12 дней после постановки опыта дали корни во всех случаях. Но у опытных черенков корневая система была более мощной, чем у контрольных. Концентрации гетероауксина 50 : 100 и 25 : 100 оказались высокими для зеленых черенков; они повреждали нижние концы черенков. Наиболее подходящей концентрацией гетероауксина для хризантем оказалось 10 : 100. В каждом опыте черенки брались одного возраста и размера с одинаковым количеством листьев. Фиг. 7 показывает, как у черенков, обработанных гетероауксином, корни образовались по стеблю намного выше среза, и этих корней в несколько раз больше, чем у контрольных черенков.

Черенки магнолии[2] (*Magnolia*) брались у взрослого дерева с побегов прироста текущего года с «пяткой». Перед обработкой растворами гетероауксина часть черенков кольцевалась. Через три недели кольцованные опытные черенки дали 70% укоренение (из 10 черенков укоренилось 7), контрольные корней не дали. Этот

[1] Совместно с сотрудником Никитского ботанического сада Г. Н. Еремеевым.
[2] Опыты с магнолией проводились совместно с сотрудником Никитского ботанического сада Г. Н. Еремеевым.

опыт ясно показывает, что предварительная подготовка побегов к черенкованию и дальнейшая их обработка гетероауксином может дать эффективные результаты при укоренении трудноукореняемых многолетних растений.

Выводы

1. Гетероауксин значительно ускоряет корнеобразование у черенков лимона, трифолиаты, апельсина, фейхои, листьев лимона и в меньшей мере у хризантемы. При этом увеличивается количество корней и создается более мощная корневая система.

2. Гетероауксин вызывает корнеобразование у предварительно кольцованных черенков магнолии и каллюсообразование у трудноукореняющихся черенков маслины вегетации текущего года.

3. Корни у растений лимона, развившихся из черенков, обработанных гетероауксином, короткие и толстые, расположены веерообразно, что обеспечивает большую площадь питания для растения. Растения получаются более мощными и по характеру развития корней удобны для кадочной культуры лимона.

4. Наилучший эффект для испытанных растений был получен при использовании гетероауксина в концентрации 10—25 мг на 100 $см^3$ воды и при выдерживании черенков в этих растворах в течение 2—$2^1/_2$ суток. Гетероауксин может быть рекомендован для практики плодоводства как стимулятор корнеобразования у черенков лимона, трифолиаты, апельсина, фейхои и листьев лимона.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.

Поступило
11.IV.1938.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гочолашвили М. М. и Максимов Н. А., Влияние гетероауксина на укоренение черенков субтропических древесных пород, Доклады Академии Наук, т. XVII, стр. 51—54, 1937.
2. Комиссаров Д. А., Применение ростовых веществ для повышения укореняемости черенков, древесных и кустарниковых растений, Доклады Академии Наук, т., XVIII, стр. 63—68, 1938.
3. Турецкая Р. Х., К вопросу о влиянии гетероауксина на корнеобразование у многолетних растений, Доклады Академии Наук, т. XVII, стр. 143—145, 1937.
4. Турецкая Р. Х., К вопросу об индуцировании корнеобразования действием окиси углерода и этилена, Труды ИФРА, т. II, вып. 2, 1938.
5. Cooper W. C., Hormones in relation to root formation on Stem Cuttings, Plant Physiology, vol. 10, pp. 789—794, 1935.
6. Cooper W. C., Transport of root forming hormone, Plant Physiology, vol. 11, pp. 777—793, 1936.
7. Fischnich O., Über den Einfluss von β-indolylessigsäure auf die Blattbewegungen und die Adventivwurzelbildung von Coleus., Planta, Bd. 24, S. 552, 1935.
8. Fischnich O., Über die Stofflichen Grundlagen der Wurzelbildung, Berichte d. D. Bot. Ges., Bd. 55, SS. 279—287, 1937.
9. Hitchcock A. E., Indole 3-n propionic acid as growth hormone and the quantative measurement of Plant response, Contr. f. Boyce Thompson Inst., vol. 7, pp. 87—95, 1935.
10. Hitchcock A. E., Tabacco as a test plant for comparing the effectiveness of preparations containing growth substances, Contr. f. Boyce Thompson Inst., vol. 7, pp. 349—364, 1935.
11. Hitchcock A. E. and P. W. Zimmermann, Effect of growth Substances on the rooting response of cuttings, Contr f. Boyce Thompson Inst., vol. 8, pp. 63—79, 1936.
12. Laibach F., Über die Auslösung von Kallus- und Wurzelbildung durch β-indolylessigsäure, Berichte d. D. Bot. Ges., Bd. 53, SS. 359—364, 1935.
13. Laibach F. und Fischnich O., Über eine Testmethode zur Prüfung der Kallusbildendenwirkung von Wuchsstoffpasten, Ber. d. D Bot. Ges., Bd. 53, SS.469—478, 1935.

14. Laibach F. and Fischnich O., Künstliche Wurzelbildung mittels Wuchsstoffpaste, Berichte d. D. Bot. Ges., Bd. 53. SS. 528—539, 1935.
15. Zimmerman P. W. and Wilcoxon, Several Chemical Growth Substances which cause initiation of roots and other responses in Plants., Contrib. f. Boyce Thompson Inst., vol. 7, pp. 209—229.
16. Zimmermann and Hitchcock A. E., The response of roots to «root—forming» Substances, Contrib. f. Boyce Thompson Inst., vol. 7., pp. 439—445, 1935.
17. Zimmermann P. W., Hithcock A. E. and Wilcoxon F., Several esters as plant hormones, Contrib. f. Boyce Thompson Inst., vol. 8, pp. 105—112, 1936.

R. TURETSKAYA. EFFECT OF HETEROAUXINE ON THE ROOTING OF CUTTINGS OF PERENNIAL PLANTS

SUMMARY

The author undertook the task of studying the effect of heteroauxine on the rooting of cuttings of perennial plants. For this purpose there were taken lemon, common or sweet orange, trifoliate orange, Feijoa, olive, magnolia, and chrysanthemum cuttings and lemon leaves. These were kept from 6 to 54 hours in solutions of heteroauxine varying in strength as follows: 50 mg, 25 mg, and 10 mg to 100 cu. cm of water.

Heteroauxine accelerated the rooting of lemon, common or sweet orange, trifoliate orange, Feijoa, and magnolia cuttings and lemon leaves. In the case of one-year olive cuttings, which are particularly difficult too root, treatment with heteroauxine induced only the formation of calluses. In all the other cases heteroauxine not only accelerated rooting but induced the formation of roots along the stem for a considerable distance above the cut, the total number of roots per cutting being thus increased several-fold.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathematiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

ВЛИЯНИЕ КОЛЬЦЕВАНИЯ И ТРАНСПЛАНТАЦИИ НА ЦВЕТЕНИЕ РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

В статье изложены опыты, проведенные автором в 1937 г. с *Perilla nankinensis* с целью выяснить характер передвижения гормона цветения при кольцевании и трансплантации растений. Опыты показали, что движение гормона цветения и вверх и вниз по стеблю растения происходит по коре и не связано с основными проводящими путями.

При сочетании цветущего и вегетативного компонентов прививки передвижение гормона цветения через место прививки происходит с одинаковой скоростью, независимо от того, является ли цветущий компонент привоем или подвоем. Большое значение при этом имеет наличие листьев и побегов на привое и подвое. Наибольшее влияние цветущего компонента сказывается в том случае, если на нем оставляются только листья, а на вегетативном компоненте — только побеги. Прививка к вегетирующему растению одних только «цветочноспелых» листьев с цветущего растения также вызывает у подвоя образование цветов и семян.

I. Введение

Одну из самых сокровенных загадок живой природы составляет переход растений от вегетативного роста к цветению, те скрытые внутренние процессы в растительных клетках, которые проходят задолго до появления бутонов и цветов и подготавливают растения к цветению. Особый интерес к этим процессам связан с тем, что цветение является переломным этапом в развитии растения, когда в тканях его зарождается жизнь новых организмов, когда меняется весь облик растения.

Растение становится половозрелым, цветет и плодоносит с течением времени после того, как достаточно увеличится в размерах и разовьет вегетативные органы: стебли, листья и корни. И в зависимости от того, как скоро растения начинают цвести и плодоносить, они относятся к однолетним, двухлетним и многолетним. Такое деление растений имеет в своей основе возраст растений, с которым связывается возможность их цветения. Однако многие наблюдения еще раньше показывали, что изменения в среде, окружающей растения, приводят к резким отклонениям в сроках цветения и плодоношения растений. Впервые особенно ярко значение среды для наступления полового процесса у растений выявил Клебс (1892—1918). Искусственно меняя питательные растворы, интенсивность освещения, качество света, влажность и температуру, Клебс ускорял или задерживал половое развитие и низших и высших

растений. Такое управление половым развитием растений через изменения среды создало другие представления о внутренней природе процессов, вызывающих «цветочноспелое» состояние растений, и показало необоснованность взглядов на развитие растений, как на автономный, внутренне закономерный процесс.

Новые замечательные факты в этой области принесли исследования Гарнера и Алларда по фотопериодизму (1920, 1923) и Лысенко по яровизации растений (1932, 1935).

Гарнер и Аллард показали, что половое развитие растений — цветение и плодоношение — тесно связано с суточной продолжительностью солнечного сияния, что большинство растений цветет и плодоносит лишь в определенных пределах длины светового дня, а при других условиях света остается в вегетативном состоянии, непрерывно продолжая рост. Оказалось возможным, искусственно меняя длину светового дня, получать из семян одной и той же растительной формы и вечно зеленые гигантские и половозрелые карликовые растения. В работах Лысенко по яровизации было показано, что озимые растения, не цветущие при посеве их весной или летом, можно заставить цвести, предварительно выдерживая наклюнувшиеся семена на холоду; многие яровые растения также значительно ускоряли цветение при таком способе предварительной обработки семян. В дальнейшем оказалась возможной яровизация не только озимых и яровых однолетних форм, но и двухлетников, которые при высеве их семенами, выдержанными при пониженных температурах, цвели и плодоносили в один год.

Все эти работы ясно показали, что цветение и плодоношение растений не являются результатом каких-то внутренне закономерных и автономных процессов, для прохождения которых нужно определенное время, а находятся в тесной зависимости от изменения факторов внешней среды. Эти же изменения среды вызывают в растительных тканях вегетирующих растений такие процессы, которые приводят растения в конце концов к закладке бутонов и в дальнейшем к образованию цветов и семян.

Какова же внутренняя природа этих процессов, каковы те качественные изменения в обычном обмене веществ, которые вызывают столь резкий перелом в жизни растений?

В нашей работе «Гормональная теория развития растений» (1937) приведены факты, показывающие, что половое созревание, цветение и плодоношение растений обусловливаются накоплением в них гормонов или гормона цветения, для которого было предложено название флориген («цветообразователь»). Гормон цветения возникает в результате синтетической деятельности листьев при определенной суточной продолжительности солнечного сияния и движется вместе с другими веществами к меристематическим тканям точек роста, где вызывает образование цветов и семян, определяя таким образом наступление полового процесса у растений. Подобно тому как накопление половых гормонов в сосудистой системе животных приводит к их половому созреванию, в растительных тканях идет накопление гормонов цветения или растительных половых гормонов, что также приводит к половозрелости растений, т. е. к способности их цвести и плодоносить.

В этой же работе приведены факты, показывающие, что движение флоригена в растениях идет в любом направлении: снизу вверх, сверху вниз и горизонтально, и что при движении сверху вниз он проходит по коре стебля. Также показано, что при трансплантации

вегетативных частей нецветущих растений на цветущие растения осуществляется передвижение флоригена через место прививки; при этом передвижение зависит от наличия листьев и отсутствия побегов на цветущем компоненте прививки и наличия побегов и отсутствия листьев на вегетативном компоненте.

Дальнейшее изучение этих вопросов проводилось нами в 1937 г. Ниже изложены результаты той части работы, которая была поставлена в двух направлениях: 1) изучение путей движения флоригена в целом растении и 2) выяснение его способности к передвижению при трансплантации растений. Изучение первого и второго вопросов проводилось в опытах с *Perilla nankinensis* Dene из сем. *Labiatae*. Опыты проводились в Институте физиологии растений Академии Наук СССР.

II. Пути движения гормона цветения в растении

В задачу опытов входило решение вопроса о путях движения флоригена в стебле. В качестве объекта взята перилла как растение не цветущее в летнее время в световых условиях на широте гор. Москвы и быстро зацветающее и дающее семена на искусственно укороченном дне. В течение 3 лет это растение культивировалось нами в сотнях экземпляров в теплице, вегетационном домике, наружу, причем растения выращивались в различной почве на грядках, в вазонах и вегетационных сосудах, и ни одно растение не цвело и не давало бутонов в условиях летнего дня до сентября месяца, когда естественный день становился более коротким. При любых из указанных условий и на искусственно сокращенной длине дня растения независимо от возраста зацветали через 20—25 дней. На фиг. 1 показаны растения периллы на естественном летнем и искусственно укороченном 10-часовом дне из опытов 1935 г.

На искусственно укороченном дне растения сплошь покрыты кистями мелких розовых цветов; это — типичное растение короткого дня.

Для опытов 1937 г. были взяты семена урожая 1936 г. с растений короткого дня (II репродукция). Семена были посеяны 17/III в садовую почву в глиняные вазоны, и растения выращивались в теплице на дневном свету с дополнительным электрическим освещением до 25/IV, пока значительно не удлинился естественный день. Ко 2/VII растения достигли высоты примерно 70—80 см и имели крупные хорошо развитые листья по главному стеблю; 2 и 3/VII была произведена формовка и подготовка растений к опытам.

Все растения декапитированы (срезаны верхушки) и разбиты на 2 группы: у растений первой группы удалены верхние листья и оставлены нижние 6—8 листьев, удалены все побеги, кроме 2 самых верхних, расположенных друг против друга. У растений II группы, наоборот, удалены нижние листья и оставлены верхние 6—8 листьев; удалены все побеги. кроме 2 нижних побегов несколько выше уровня почвы. Таким образом в I группе листья у растений расположены внизу, а побеги-«индикаторы» вверху, у II группы листья расположены вверху, а побеги-«индикаторы» внизу. Такое положение сохранялось в течение всего времени опытов при помощи подрезки вновь появляющихся побегов один раз в пять дней. В I группе растений изучалось движение флоригена снизу вверх, а во II группе сверху вниз.

В каждой из указанных групп взято 4 варианта в 2-кратной повторности (на каждый вариант по 2 растения в вазонах): 1) кон-

троль — растение целиком на полном дне; 2) листья растения на коротком 10-часовом дне и побеги на полном естественном дне; 3) то же, что и 2, но между листьями и побегами кольцевая вырезка коры в 4—5 мм шириной; 4) то же, что и 2, но между листьями и побе-

Фиг. 1. Развитие периллы на полном естественном (N) и коротком 10-часовом (10) дне. (Фото 13. IX. 1935)

гами односторонняя вырезка стебля немного глубже половины диаметра стебля и шириной в 4—5 мм.

Растения и части растений полного длинного дня до 27/VIII находились на естественном свету, а с 27/VIII до конца опытов (27/IX) получали дополнительное электрическое освещение, включавшееся с наступлением сумерок и выключавшееся в 12 час. ночи. При помещении листьев растений в условия 10-часового дня употреблялись матерчатые футляры из двойной плотной материи белой снаружи и черной изнутри. Листья растений I группы покрывались футляром поверх железного каркаса; снизу футляр затягивался шнуром по верхнему краю вазона, а сверху над верхним кольцом каркаса, приходившемся выше листьев и ниже побегов. Листья растений II группы покрывались футляром сверху; футляр придерживался деревянным колом и затягивался шнуром ниже листьев и выше побегов. И в I и во II группах футляры надевались в 6 час. вечера и снимались в 8 час. утра; таким образом, листья ежедневно получали по 10 часов света. Покрывание растений футлярами продолжалось до конца опытов — 27/IX. Работу по ежедневному покрыванию растений футлярами проводила техник А. А. Крынкина.

Кольцевание растений производилось так, что с четырехгранного стебля периллы садовым ножом удалялась кора; древесина сверху слегка соскабливалась с тем, чтобы совершенно не оставить тканей коры. Односторонняя вырезка делалась немного более, чем на поло-

вину диаметра, причем удалялись и кора, и древесина, и сердцевина. Вырезка делалась по той стороне стебля, где помещался один из побегов — правый по отношению к номеру на вазоне.

Общая схема опытов такова:

		К	1	2	3
I группа	побеги-«индикаторы»	N	N	N	N
	листья	N	10	10	10
II группа	листья	N	10	10	10
	побеги-«индикаторы»	N	N	N	N

где N означает полный естественный день, а 10 — искусственно укороченный. Покрывание растений футлярами было начато 4/VII. В тот же день сделаны кольцевание и односторонняя вырезка половины стебля. И та и другая операции произведены в последнем междоузлии до узла, от которого отходили побеги-«индикаторы».

Основной замысел опытов состоял в том, чтобы в опытных вариантах 1, 2, 3 вызвать образование флоригена в листьях под влиянием короткого дня и проследить его передвижение к побегам-«индикаторам» в неповрежденном стебле (1), кольцованном (2) и имеющем одностороннюю вырезку (3).

Благодаря удалению верхушки и большей части побегов два оставшихся на растениях побега быстро пошли в рост; на побегах появились новые крупные листья. Для того, чтобы реакция побегов выявилась более четко, все вновь появляющиеся крупные листья на побегах удалялись. До 31/VII различий в поведении побегов у опытных и контрольных растений не было. Но 31/VII в I группе на побегах растений с листьями на коротком дне (1) появились бутоны и 12—13/VIII началось цветение. Побеги контрольных растений (К) продолжали вегетативный рост. Во II группе бутонизация побегов у растений с листьями на коротком дне началась 3/VIII и цветение 15—18/VIII, тогда как побеги контрольных растений не бутонизировали и не цвели.

Состояние опытных и контрольных растений I группы на 1/IX показано на фиг. 2 и 3. В обеих фигурах слева — контрольные растения целиком на полном дне, у них побеги вегетируют; справа — растения с листьями на коротком дне, побеги окончили цветение и находятся в фазе созревания семян.

Примерно таково же соотношение между опытными и контрольными растениями в том случае, когда побеги находятся внизу и листья сверху (II группа).

На фиг. 4 и 5 представлены фотоснимки, сделанные 23/VIII; слева — контрольные растения с вегетирующими побегами, справа — опытные растения с цветущими побегами.

Эти опыты ясно показывают, что в листьях растений под влиянием искусственно укороченного дня синтезируется гормон цветения — флориген, который по стеблю передвигается к побегам и вызывает здесь образование бутонов, цветов и семян. Скорость движения флоригена вниз и вверх одинакова, как это можно видеть, сопоставляя растения I и II групп. На фигурах 6 и 7 представлена живая схема движения флоригена по стеблю растений сверху вниз и снизу вверх — побеги цветут независимо от их положения на стебле относительно листьев, в которых

Фиг. 2. Влияние светового режима нижних листьев на цветение верхних побегов. Слева листья растений на полном дне, справа — на коротком дне. Футляры сняты. (Фото 1. IX. 1937)

вегетативно, развивая все новые и новые листья. Ясное представление о состоянии растений по окончании опытов дает фотоснимок, сделанный 19/X (фиг. 8, стр. 1257).

Справа—вазон с опытным растением, у которого листья получали короткий день, — созревание семян окончилось, образования новых листьев и побегов нет, все листья опали, растение начинает отмирать. Слева — вазон с контрольным растением, целиком находившийся на полном естественном дне,—сильный вегетативный рост нижних побегов привел к тому, что они переросли основной стебель, листья на стебле сохранились, и в их пазухах образуются новые побеги.

синтезируется флориген. По данным фенологических наблюдений бутонизация и цветение побегов, расположенных ниже листьев, задержались на 3 — 4 дня сравнительно с побегами, расположенными выше листьев. Такая задержка вряд ли может быть принята в расчет при оценке скорости движения флоригена, особенно если учесть, что у контрольных растений бутонизации и цветения побегов вовсе не было. У опытных растений после цветения побегов началось созревание семян (13.IX), которое окончилось к концу сентября; к этому времени опали все листья (27/IX). У контрольных растений листопада не было, и побеги все время росли

Фиг. 3. Влияние светового режима нижних листьев на цветение верхних побегов. Слева листья растений на полном дне, справа — на коротком дне. Футляры надеты (Фото 1.IX 1937).

Фиг. 4. Влияние светового режима верхних листьев на цветение нижних побегов. Слева листья растений на полном дне, справа — на коротком дне. Футляры сняты. (Фото 23. VIII. 1937)

Такое резко различное поведение побегов в зависимости от светового режима листьев дало возможность использовать их в качестве индикаторов на передвижение флоригена в стебле при кольцевании и односторонней вырезке стебля.

Полное удаление коры при кольцевании (2) привело к тому, что

Фиг. 5. Влияние светового режима верхних листьев на цветение нижних побегов. Слева листья растений на полном дне, справа — на коротком дне. Футляры надеты. (Фото 23. VIII. 1937)

Фиг. 6. Цветение побегов периллы в связи с световым режимом листьев и независимо от их положения на растении. Футляры сняты. (Фото 1. IX. 1937)

опыты показывают, что движение флоригена по стеблю и вверх и вниз осуществляется по коре; что движение флоригена по коре идет не только в вертикальном направлении по ходу основных проводящих путей, но и в поперечном направлении.

Таким образом, те результаты, которые были получены нами в опытах 1936 г. с хризантемой (*Chrysanthemum indicum*) о движении флоригена в базипетальном направлении по коре, находят здесь полное подтверждение и дальнейшее развитие. Над местом кольцевания у растений образовался наплыв в связи с прекращением оттока органических веществ. Особенно велик этот наплыв был в том случае, когда листья приходились выше места кольцевания: на поверхности наплыва шло образование многочисленных корневых зачатков

побеги остались в вегетативном состоянии. При односторонней вырезке большей половины стебля непосредственно под одним из побегов (3), бутонизация и цветение обоих побегов шли одинаково без задержки в развитии побега, около которого была сделана вырезка. Это в одинаковой мере относится и к верхним и к нижним побегам, как это видно из табл. 1 и фиг. 9 и 10 (стр. 1258).

На фиг. 9 у всех растений листья находились на коротком дне. Слева у растения стебель цельный — оба побега цветут, в центре стебель с односторонней вырезкой — оба побега также цветут, справа кольцованный стебель — пробеги вегетируют. На фиг. 10 такая же картина в случае, когда побеги расположены ниже листьев. Эти

Фиг. 7. Цветение побегов периллы в связи с световым режимом листьев и независимо от их положения на растении. Футляры надеты (Фото 1. IX. 1937)

Фиг. 8. Состояние растений в связи с световым режимом листьев. Слева листья были на полном дне, справа — на коротком дне. (Фото 19. X. 1937)

Таблица 1

Развитие побегов периллы в связи с кольцеванием и вырезкой стебля

№ вариантов	Опыт	Начало опыта	Бутонизация		Цветение	
			левый побег	правый побег	левый побег	правый побег
	I группа. Листья внизу на 10-часовом дне, побеги вверху на полном дне					
К	Контроль целиком на полном дне	4/VII	—	—	—	—
1	Стебель неповрежденный	4/VII	31/VII	31/VII	13/VIII	12/VIII
2	Кольцевание	4/VII	—	—	—	—
3	Односторонняя вырезка стебля под правым побегом	4/VII	31/VII	31/VII	12/VIII	13/VIII
	II группа. Листья вверху на 10-часовом дне, побеги внизу на полном дне					
К	Контроль целиком на полном дне	4/VII	—	—	—	—
1	Стебель неповрежденный	4/VII	3/VIII	3/VIII	15/VIII	18/VIII
2	Кольцевание	4/VII	—	—	—	—
3	Односторонняя вырезка стебля над правым побегом	4/VII	8/VIII	8/VIII	16/VIII	19/VIII

Фиг. 9. Развитие верхних побегов в связи с кольцеванием и односторонней вырезкой стебля. Слева стебель цельный, посредине стебель с односторонней вырезкой стебля, справа стебель кольцованный.
(Фото 1.IX.1937)

или бугорков, что находится в связи со способностью перилы к быстрому образованию корней. Прекращение тока органических веществ к корням привело к ослаблению их и всего растения, почему листья у кольцованных растений стали опадать значительно раньше, чем у контрольных, — с 20/VIII по 27/VIII прошел полный

Фиг. 10. Развитие нижних побегов в связи с кольцеванием и односторонней вырезкой стебля. Слева стебель цельный, посредине стебель с односторонней вырезкой, справа стебель кольцованный.
(Фото 23.VIII.1937)

листопад. Нижние боковые побеги у кольцованных растений развивали нормальные листья, как и у вегетативных побегов контрольных растений, но темп роста их был значительно медленнее. Верхние боковые побеги у кольцованных растений не вытягивались в длину и развивали мелкие листочки так, что к концу опытов на верхушке растений образовалась плотная розетка мелких листьев.

Фиг. 11. Развитие верхних побегов в связи с световым режимом листьев и их расположением. Слева растение на полном дне, справа растение с листьями на коротком дне, расположенными по одной грани стебля. (Фото 23. VIII. 1937)

У растений с односторонней вырезкой побег над или под вырезкой бутонизировал и цвел благодаря способности флоригена двигаться не только по проводящим путям, но и по клеткам коровой паренхимы в поперечном направлении.

Помимо приведенных прямых фактов, указывающих на это, косвенное доказательство дает также опыт, в котором на растениях были оставлены листья только с одной стороны. Были взяты 4 растения, формированные таким же образом, как и в I группе растений; листья с одной стороны стебля были срезаны так, что на каждом растении с одной стороны осталось по 3 листа как раз под одним из побегов. У двух растений листья покрывались футлярами на короткий 10-часовой день с 4/VII по 15/IX, два другие были на полном естественном дне. На фиг. 11 представлены результаты опыта: сле-

Фиг. 12. Схема передвижения флоригена в стебле растений снизу вверх: *К* — растение на полном дне; *1—3* — листья растений на коротком дне; *1* — стебель цельный — побеги цветут. *2* — стебель с односторонней вырезкой — побеги цветут, *3* — стебель кольцованный — побеги вегетируют

ва — контрольное растение, побеги которого вегетируют и образуют листья; справа — опытное растение, у которого оба побега бутонизировали 31/VII, цвели 10/VIII и к моменту фотографирования 23/VIII находились в фазе созревания семян. Правый побег, на стороне которого находятся листья, вытянулся в длину больше, чем левый побег, бутонизация и цветение которого проходили за счет листьев противоположной стороны. Весьма вероятно, что и здесь движение флоригена шло в поперечном направлении по клеткам коровой паренхимы.

Схематическое изображение результатов вышеописанных опытов дается в 2 схемах на фиг. 12 и 13, где листья, синтезирующие флориген, помечены черным цветом, а листья, его не имеющие, оставлены белыми.

Фиг. 13. Схема передвижения флоригена в стебле растений сверху вниз: *К* — растение на полном дне, *1—3*—листья растений на коротком дне; *1* — стебель цельный — побеги цветут, *2* — стебель с односторонней вырезкой — побеги цветут, *3* — стебель кольцованный — побеги вегетируют

III. Движение гормона цветения при трансплантации растений

Опыты с прививками периллы, проведенные нами в 1936 г., показали, что верхушки нецветущего растения, трансплантированные на цветущее растение, зацветают, благодаря движению флоригена из подвоя в привой через место прививки. Это оказалось возможным как в том случае, когда у подвоя вызывалось цветение после прививки на него вегетативной верхушки, так и в том случае, когда подвой был подготовлен к цветению до прививки.

При этом выяснилось, что побеги, оставленные на подвое, задерживали передвижение флоригена в привой, так как его основная масса поглощалась этими побегами. Задерживалось цветение привитой верхушки и тогда, когда на привое оставлялись листья: большое количество растворимых пластических соединений, вырабатываемых этими листьями, снижало концентрацию и тем самым ослабляло действие переходящего из подвоя флоригена.

Дальнейшие опыты по трансплантации были проведены в 1937 г. с целью детального анализа взаимоотношений листа и побега и значения их при прививках частей цветущего и нецветущего растений. В качестве объекта была опять взята *Perilla nankinensis*. Посев произведен 2/III в садовую почву в глиняные вазоны. До 19/V растения находились в теплице, причем до 25/IV дополнительно к дневному свету получали ночное электрическое освещение. 19/V растения были вынесены в вегетационный домик и разбиты на 2 группы: растения одной группы оставлены на полном естественном дне, растения другой группы расставлены на вагонетки короткого дня, которые в 6 час. закатывались в темный домик и в 8 час. утра выкатывались наружу на дневной свет. Таким образом, растения второй группы получали в сутки 10 часов света и 14 часов темноты. Так продолжалось до 15/VI; растения короткого дня начали бутонизировать 12/VI и зацвели 20/VI; растения полного естественного дня оставались в вегетативном состоянии.

И те и другие пошли в опыт 15/VI, когда были произведены прививки верхушек и отрезков вегетирующих растений на зацветающие растения, а также обратные прививки, в которых подвоем служили вегетирующие растения и привоем — части зацветающих растений. После прививок все опытные и контрольные растения были оставлены на полном естественном свету, к которому с 27/VIII добавлялся ночной электрический свет; свет включался с наступлением сумерек и выключался в 12 час. ночи.

В листьях растений короткого дня за период времени с 19/V по 15/VI аккумулировался гормон цветения — флориген, часть которого пошла на образование бутонов и позднее появившихся цветов. В листьях растений полного дня флоригена не было, и точки роста развивались вегетативно. При любом сочетании — прививке отрезков растений полного и короткого дня — о характере передвижения флоригена через место прививки можно было судить по поведению вегетативного отрезка: его цветение и образование на нем семян являлось показателем свободного и полного передвижения флоригена через место прививки, задержка в бутонизации и цветении показывала, что через место прививки проходит небольшое количество флоригена или что действие его ограничено, отсутствие образования бутонов и цветов являлось признаком того, что флориген из цветущего отрезка не переходит в привитой вегетативный отрезок или переходит в незначительных количествах.

Все прививки производились клином в расщеп, для чего у подвоя удалялась верхушка и верхняя часть стебля расщеплялась пополам на глубину 5—6 см, а у привоя нижняя часть стебля срезывалась с 2 сторон клином, который вставлялся в расщепленную часть подвоя. Место прививки плотно обматывалось электрической изоляционной лентой. Привитые растения на 5—6 дней оставлялись во влажном отделении — камере теплицы. Высокая влажность воздуха в камере достигалась при помощи увлажнения пола и почвы под стеллажем водой, а также ежедневным смачиванием полос материи, развешенных по стенам камеры. Для предохранения привитых растений от прямых солнечных лучей стены и крыша камеры были покрыты слоем мела. Через 6 дней пребывания во влажной камере растения были перенесены в теплицу, где находились до конца опытов (1/X).

Как уже упоминалось, основной задачей опытов было выяснение значения листьев и побегов при прививках частей цветущего и нецветущего растений; поэтому в этих прививках были взяты две группы опытных растений. I группа — подвой короткого дня, служащий источником флоригена, и привой полного дня, являющийся индикатором на действие флоригена; II группа — подвой полного дня — индикатор и привой короткого дня — источник флоригена. В I группе были взяты следующие опытные варианты: 1) подвой с листьями без побегов — привой с побегами без листьев; 2) подвой с листьями и побегами — привой с побегами без листьев; 3) подвой с листьями без побегов — привой с побегами и листьями; 4) подвой с листьями и побегами — привой с листьями и побегами. Во II группе эти же варианты распределились так: 1) привой с листьями без побегов — подвой с побегами без листьев; 2) привой с листьями и побегами — подвой с побегами без листьев; 3) привой с листьями без побегов — подвой с побегами и листьями; 4) привой с листьями и побегами — подвой с листьями и побегами.

Схематически опыты представляются в таком виде:

Схема опытов с прививками

I группа

	1	2	3	4
Привой вегетирующий / Подвой цветущий	побеги / листья (4)	побеги / листья и побеги (6)	побеги и листья / листья (2)	побеги и листья / листья и побеги (4)

II группа

	1	2	3	4
Привой цветущий / Подвой вегетирующий	листья / побеги (4)	листья и побеги / побеги (2)	листья / побеги и листья (2)	листья и побеги / побеги и листья (2)

В схеме цифры, поставленные в скобках, означают число опытных растений данного варианта.

Первая подрезка листьев и побегов была произведена в день прививки — 15/VI, а затем производилась каждую пятидневку. Побеги удалялись целиком, листья удалялись все, кроме самых маленьких на верхушках и вдоль побегов.

Понятно, что параллельно и одновременно с опытными прививками были произведены контрольные прививки, в которых и подвой и привой были взяты с вегетирующих растений полного естествен-

ного дня. Количество опытных привитых растений по каждому варианту было от 2 до 4.

Результаты сделанных прививок в зависимости от наличия побегов и листьев на подвое и привое были различные, но для одноименных вариантов I и II групп вполне тождественные.

1) Трансплантация вегетирующих частей растений с побегами без листьев на цветущие части растений с листьями без побегов и обратно

Прививка вегетирующих верхушек без листьев на цветущие подвой с листьями без побегов была произведена на 4 растениях. Параллельно были сделаны подобные контрольные прививки вегетирую-

Фиг. 14. Цветение верхушки — привоя периллы, привитой к подвою, выдержанному на коротком дне. Слева контрольная прививка вегетативной верхушки на вегетирующий подвой, справа прививка такой же верхушки на цветущий подвой. (Фото 25. IX. 1937)

щих верхушек на вегетирующие подвои. Опытные прививки вначале ничем не отличались от контрольных. Показателем того, что физиологическое состояние листьев у тех и других различно, было то, что к началу очередной подрезки на контрольных растениях — подвоях

появлялись вегетативные побеги, а на опытных — цветущие побеги. И те и другие побеги согласно схеме опыта удалялись. 31/VII верхушки, привитые на цветущие растения, начали бутонизировать и 11/IX зацвели. На фиг. 14 показаны два привитых растения: слева — контрольная прививка, где верхушка осталась в вегетативном состоянии, справа — опытная прививка, где верхушка цветет и началось образование семян.

Цветение верхушек произошло за счет флоригена, поступившего из листьев цветущего подвоя. К концу сентября на верхушках про-

Фиг. 15. Цветение подвоя периллы под влиянием привоя, выдержанного на коротком дне. Слева контрольная прививка вегетирующего привоя на вегетативный подвой, справа прививка цветущего привоя без побегов на вегетативный подвой. (Фото 25. IX. 1937).

шло созревание семян — флориген полностью перешел из листьев подвоя в побеги привоя.

Подобные результаты были получены и в обратных прививках, где на 4 вегетирующих подвоях без листьев были привиты верхушки цветущих растений без побегов. У опытных растений под влиянием цветущих верхушек 31/VII началась бутонизация побегов подвоя, 11/IX началось цветение, к концу сентября — созревание семян. В этом случае цветение побегов подвоев наступило за счет флоригена, поступившего из привоев и двигавшегося через место прививки сверху вниз. На фиг. 15 показаны два привитых растения: слева контрольная прививка, где побеги подвоя находятся в вегетативном состоянии, справа — опытная прививка, где побеги подвоя цветут и плодоносят под влиянием цветущего привоя.

Прививать цветущую верхушку крупных размеров на растение было невозможно, так как до срастания подача воды из подвоя идет с трудом, и верхушка с большим числом листьев подсыхает до срастания. Для того, чтобы влияние цветущей верхушки выявилось

Фиг. 16. Цветение вегетативного компонента прививки под влиянием цветущего компонента независимо от способа прививки. Слева цветущий компонент без побегов в качестве привоя, справа — в качестве подвоя. (Фото 25. IX. 1937)

резче, на подвое было оставлено 2 или 4 побега, а остальные, расположенные ниже, были срезаны.

Независимо от того, являлся ли источником флоригена подвой или привой, движение гормона через место прививки шло с одинаковой скоростью как сверху вниз, так и снизу вверх. Судить об этом можно по фотоснимку на фиг. 16, где слева у привитого растения источником флоригена являлся привой, а индикатором — побеги подвоя, а справа, наоборот, источником флоригена был подвой, а индикатором — побеги привоя. И в том и в другом случае идет цветение и плодоношение побегов исключительно за счет флоригена и пластических веществ, поступивших из листьев другого компонента прививки.

Таким образом, при трансплантации движение гормона цветения через место прививки идет с одинаковой скоростью, независимо от того, является ли цветущим компонентом прививки подвой, или привой.

2) Трансплантация вегетирующих частей растений с побегами без листьев на цветущие части растений с листьями и побегами и обратно

Прививки этого типа отличались от предыдущих тем, что на цветущем компоненте прививки были оставлены побеги, сидящие в пазухах листьев. Вегетирующий компонент прививки по условиям опыта ничем не отличался от предыдущих прививок.

Фиг. 17. Бутонизация вегетативного привоя, привитого на цветущий подвой. На подвое оставлены побеги, превращающиеся из плодовых в вегетативные.
(Фото 25. IX. 1937)

Побеги, оставленные на цветущих подвоях, к моменту прививки (15/VI) бутонизировали, а 19/VI расцвели. Затем началось образование семян и их созревание. Вместе с тем верхушки этих побегов продолжали расти, и на них снова появились листья, вначале мелкого размера, а затем все более крупные. Иначе говоря, началось превращение плодовых побегов в вегетативные. Произошло это благодаря тому, что все привитые опытные растения, как уже говорилось, со дня прививки (15/VI) были переставлены на полный естественный день. Образование флоригена в листьях прекратилось, на

плодовых побегах образовались новые точки роста, которые не получали флоригена, но к которым шел ток питательных веществ,— побеги вновь возобновили вегетативный рост и начали образование листьев.

Привитые к таким подвоям верхушки росли и развивались медленно. Ослабленный рост этих верхушек вызван был тем, что основная масса питательных веществ поглощалась побегами подвоя. Ослабление развития их обусловливалось тем, что основная масса гормона цветения также была использована побегами подвоя. Хотя закладка самых первых плодовых почек началась здесь также 31/VII, но в течение всего времени опытов развитие бутонов шло крайне медленно и до самого конца опытов цветения так и не началось. На фиг. 17 представлено одно из таких растений, сфотографированное 25/IX. Привитая вегетативная верхушка имеет бутоны, которые не распустились, боковые побеги развиты слабо. На подвое видны крупные побеги, у основания которых зрелые семена, а выше крупные листья. Листья по главному стеблю подвоя опали.

Такая же картина наблюдалась в том случае, когда на подвоях в день прививки (15/VI) зацветающие побеги были один раз удалены, а вновь появившиеся плодовые побеги не удалялись, начиная с 29/VI. При обратной прививке цветущих верхушек с побегами на вегетирующие подвои результаты получились такие же. На привоях плодовые побеги после цветения и созревания семян начали превращаться в вегетативные побеги, которые были сильно облиственны и достигали высоты в 15, 19, 23 и 29 см. У подвоев закладка первых плодовых почек началась 31/VI, но бутоны до конца опытов в цветы не раскрылись. Это связано с тем, что основная масса флоригена была использована на собственные побеги верхушки — привоя.

Проведенные опыты показывают, что при наличии побегов на цветущем компоненте прививки основная масса гормона цветения расходуется на эти побеги и через место прививки к вегетирующему компоненту прививки движется его незначительное количество.

3) Трансплантация вегетирующих частей растений с побегами и листьями на цветущие части растений с листьями без побегов и обратно

Эти прививки отличались от первых тем, что вегетирующие компоненты прививки имели и побеги и листья, тогда как цветущие имели только листья. Цветущие подвои по своему поведению ничем не отличались от цветущих подвоев первого варианта (1): в пазухах их листьев появлялись плодовые побеги, которые срезывались. Привои сильно пошли в рост благодаря тому, что на них листья не срезывались; по промерам, произведенным 26/IX, длина привитых вершин у обоих опытных растений достигала 80 см, а длина нижних боковых наиболее крупных побегов колебалась в пределах от 25 до 55 см. В течение длительного периода времени верхушки развивались, как у вполне типичных вегетативных растений, и лишь 5/IX на них появились бутоны. Бутоны у одного растения появились только у основания нижних побегов привоя, у другого растения бутоны показались в самых верхушках побегов. До конца опытов эти бутоны не раскрылись, так что цветения верхушек не было.

В обратных прививках цветущих привоев на вегетирующие подвои получилась примерно такая же картина. Боковые ветви подвоев сильно разрослись: у одного подвоя длина верхних побегов по измерениям 26/IX была 64, 62, 50 и 40 см, у другого подвоя — 72, 67, 62 и 44 см. До 4/VIII никаких изменений в их развитии сравнительно с контрольными не было, но с этого времени на побегах подвоя появились бутоны. Бутонов было больше на верхних побегах, ближе к месту прививки; у одного растения эти бутоны до конца опытов в цветы не раскрылись; у другого растения к концу сентября на подвое можно было наблюдать отдельные цветы в очень небольшом числе. Как и в прямых прививках, развитие вегетативных компонентов прививки здесь было сильно задержано.

Фиг. 18. Прививка вегетативного привоя на цветущий подвой. На привое оставлены листья и на подвое оставлены побеги. (Фото 25. IX. 1937)

Сравнивая прививки 1-го и 2-го вариантов, можно видеть, что задержка в развитии вегетативных компонентов прививки 2-го варианта была вызвана тем, что на цветущих компонентах в пазухах листьев оставлялись свои побеги, которые и поглощали основную массу флоригена. В прививках данного (3-го) варианта на цветущих компонентах прививки побеги срезывались и, следовательно, количество флоригена, поступающего из цветущей части в вегетативную, было такое же, как в 1-м варианте, а тем не менее развитие вегетативных компонентов было задержано. Объясняется это тем, что на них были оставлены листья; сильное увеличение листовой поверхности у них привело к образованию большого количества растворимых пластических веществ, в которых «разбавлялась» концентрация гормона цветения, и эффект действия его снижался.

Таким образом, при наличии листьев на вегетирующем компоненте прививки эффект действия гормона цветения, поступающего из цветущего компонента прививки, снижается в виду падения концентрации его в большем количестве растворимых пластических веществ.

4) Трансплантация вегетирующих частей растений с побегами и листьями на цветущие части растений с листьями и побегами и обратно

Этот опыт ставился таким образом, что как во время прививки, так и впоследствии подрезки побегов и листьев ни на подвоях, ни на привоях не производилось.

В связи с этим цветущие подвои развили типичные плодовые побеги, которые после цветения начали плодоносить. Затем в верхушках побегов вновь начался вегетативный рост и образование листьев.

Фиг. 19. Прививка цветущего привоя на вегетативный подвой. На привое оставлены побеги и на подвое оставлены листья. (Фото 25. IX. 1937)

произошло превращение плодовых побегов в вегетативные побеги. Вегетирующие подвои не показывали каких-либо признаков бутонизации или цветения. Но к концу сентября на двух привоях из четырех в пазухах листьев показались редкие отдельные бутоны, которые так и остались недоразвитыми. Два других привоя до конца опытов бутонов не образовали. На всех четырех привоях рост верхушек был сильный и к 26/IX они были длиной в 71 см, 65 см, 89 см и 68 см, листья были крупные и обычной формы. На фиг. 18 показано одно

Фиг. 20. Схема передвижения флоригена при трансплантации вегетативного привоя на цветущий подвой: *К* — контрольная прививка, *1* — подвой без побегов, привой без листьев — привой цветет и плодоносит, *2* — подвой с побегами, привой без листьев — привой бутонизирует, *3* — подвой без побегов, привой с листьями — привой бутонизирует, *4* — подвой с побегами, привой с листьями — привой вегетирует

такое растение, у которого подвой имеет превращенные «смешанные» побеги, а привой вегетирует, не образуя бутонов или цветов.

При обратной прививке цветущих верхушек на вегетирующие растения на привоях быстро и последовательно прошли все фазы развития: цветение, образование и созревание семян, после чего все листья опали. Превращения плодовых побегов в вегетативные не произошло. Подвои развили крупные вегетативные побеги без каких-либо признаков бутонизации или цветения до конца опытов. Длина побегов достигала 80 см. На фиг. 19 представлен снимок одного такого растения, сделанный 25/IX. Верхушка — привой имеет побеги

Фиг. 21. Схема передвижения флоригена при трансплантации цветущего привоя на вегетативный подвой: *К* — контрольная прививка, *1* — привой без побегов, подвой без листьев — подвой цветет и плодоносит, *2* — привой с побегами, подвой без листьев — подвой бутонизирует, *3* — привой без побегов, подвой с листьями — подвой бутонизирует, *4* — привой с побегами, подвой с листьями — подвой вегетирует

с вполне зрелыми семенами, листопад уже прошел. Подвой в связи с декапитацией верхушки развил мощные боковые вегетативные побеги.

Результаты опытов — и первого с прививкой вегетирующего привоя на цветущий подвой и второго с обратной прививкой — показывают, что при наличии побегов и листьев на обоих компонентах прививки они ведут себя в отношении цветения и плодоношения как вполне обособленные организмы.

При наличии листьев и побегов на обоих компонентах прививки действие гормона цветения, переходящего из цветущего компонента в вегетативный, не выявляется или выявляется очень слабо в связи с тем, что основная масса гормона поглощается побегами цветущего компонента, а остальная часть разбавляется в большом количестве растворимых пластических веществ вегетативного компонента.

Все четыре типа реакции вегетативных компонентов прививки на действие флоригена, поступающего из цветущих компонентов, представлены в 2 схемах на фиг. 20 и 21. В обеих схемах листья, не подвергавшиеся действию короткого дня и, следовательно, не имеющие флоригена, обозначены белым цветом; листья растений, находившиеся с 19/V по 15/VI на коротком дне и аккумулировавшие флориген, обозначены черным цветом. Побеги с цветами, побеги с бутонами и вегетативные побеги имеют свои обозначения.

Помимо описанных опытов, в которых выяснялось значение листьев и побегов в прививках частей цветущего и вегетирующего растений, были поставлены еще два опыта: 1) передвижение гормона цветения при сращивании цветущего и вегетирующего растений верхушками и 2) действие флоригена «цветочноспелых» листьев, привитых к вегетирующему растению.

1) Передвижение гормона цветения при сращивании цветущего и вегетирующего растений верхушками

Опыт был поставлен на растениях той же партии, с которыми были поставлены основные опыты с прививками. 14/VI растения периллы с естественного дня и с короткого дня были попарно пересажены из вазонов в ящики. Ящики были продолговатые и по двум краям ящиков были посажены растения: в восьми ящиках с одной стороны было вегетирующее растение и с другой — бутонизирующее, в четырех ящиках — оба растения были вегетирующие. Ящики с растениями оставлены на полном естественном дне. Пересадка мало отразилась на состоянии растений; обильный полив и притенение привели к тому, что уже спустя 2 дня растения в ящиках вполне оправились.

16/VI были произведены прививки растений, находящихся в ящиках, следующим образом: на одном растении в каждом ящике срезывалась верхушка, и декапитированная часть расщеплялась пополам на глубину 5—6 см, у другого растения декапитированная верхняя часть срезывалась клином. Затем верхушки обоих растений сближались, клин вставлялся в расщеп, и место прививки плотно обматывалось изоляционной лентой.

В пяти ящиках, где вегетирующее растение прививалось к цветущему, у последнего были удалены побеги и оставлены листья,

а у первого (вегетирующего) были удалены листья, кроме самых мелких, и оставлены побеги. Такая же формовка растений была произведена в контрольных прививках (2 ящика), где у одного вегетирующего растения были удалены листья, а у другого побеги. В дальнейшем подрезка листьев и побегов производилась один раз в пятидневку.

Кроме того в трех ящиках были привиты вегетирующее растение к цветущему, а в двух ящиках — вегетирующее растение к вегетирующему без какой-либо подрезки листьев или побегов. Общая схема опыта приводится ниже:

Схема опытов с прививками растений верхушками

1		2		3		4	
10 с листьями		N с листьями		10 с листьями и побегами		N с листьями и побегами	
+	(5)	+	(2)	+	(3)	+	(2)
N с побегами		N с побегами		N с листьями и побегами		N с листьями и побегами	

В схеме цифры, поставленные в скобках, означают число прививок данного варианта, 10 — цветущее растение короткого дня, N — вегетирующее растение полного дня.

Фиг. 22. Прививка — сращивание цветущего и вегетирующего растений верхушками. (Фото 2. VIII. 1937)

Представление о способе прививки и состоянии растений дает фотоснимок на фиг. 22, где сфотографирована опытная прививка. Справа — цветущее растение с листьями и слева — вегетирующее растение с побегами.

Отличие этих прививок от предыдущих заключалось в том, что оба компонента прививки оставлялись на собственных корнях, и

снабжение водой и минеральными веществами у каждого шло независимо друг от друга. Такая самостоятельность и обеспеченность в питании привитых растений привели к тому, что сращивания их в большинстве случаев не произошло. Постепенно, начиная с 17/VII, верхушки растений от места прививки подсыхали, и к началу августа сохранились только две прививки: одна опытная (вариант 1) и одна контрольная (вариант 2).

Вначале и та и другая оставались в вегетативном состоянии, но в начале сентября в опытной прививке на вегетирующем растении на двух верхних побегах появились бутоны, которые стали заметно увеличиваться в размерах. В контрольной прививке бутонов не было. Однако и в опытной прививке бутоны в цветы не распустились, так как на цветущем компоненте опали все листья, растения ослабли, и от места прививки началось подсыхание и некроз тканей. То же самое произошло и с контрольной прививкой; опыт закончен 22/IX. При обычных прививках привой находится в полной зависимости от подвоя со стороны снабжения водой и минеральными веществами. В данных прививках эта зависимость была устранена и, таким образом, движение флоригена из цветущего компонента в вегетирующий, его «перекачка», была осуществлена вне связи с движением в растениях воды и минеральных веществ.

Фиг. 23. Трансплантация листьев на растения. Слева прививка «цветочноспелых» листьев — растение цветет, справа контрольная прививка листьев с вегетирующего растения — растение вегетирует. (Фото 26. VIII. 1937)

Движение гормона цветения через места прививки осуществляется и в том случае, если и цветущий и вегетативный компоненты прививки остаются на самостоятельном корневом питании.

2) Действие флоригена «цветочноспелых» листьев, привитых к вегетирующему растению

Во всех описанных здесь прививках источником флоригена являлись листья, оставшиеся на цветущем компоненте в большом числе. Поэтому, можно было считать, что прививка одних только листьев с

цветущего растения также вызовет цветение у вегетирующего растения, к которому эти листья привиты.

Предварительные опыты с прививкой отдельных листьев к стеблю растений, проведенные нами в 1936 г., показали, что наилучшее приживание листьев происходит в том случае, когда к стеблю прививаются листья на черенке.

Параллельно и одновременно с основными опытами по прививкам растений 15/VI был поставлен опыт с прививкой на вегетирующее растение черенка с парой листьев от бутонизирующего растения. У вегетирующего растения удалялись верхушки и все листья, и в расщеп вставлялся черенок с двумя «цветочноспелыми» листьями. Всего таких прививок было сделано восемь в 4 вазонах. В качестве контроля взяты вегетирующие растения, на которые 20/V были привиты листья с вегетирующих же растений. Таких контрольных прививок было сделано четыре в 2 вазонах. У контрольных прививок листья хорошо прижились, побеги на растениях пошли в рост и до самого конца опытов бутонов или цветов не образовали.

Фиг. 24. Цветение и плодоношение растения под влиянием привитых «цветочноспелых» листьев. (Фото 25. IX. 19.7)

На опытных прививках, сделанных на 25 дней позже, чем контрольные, листья также прижились хорошо, и побеги пошли в рост. На тех и других крупные листья, появляющиеся на побегах, срезывались, и оставлялись только маленькие листья. На растениях с привитыми «цветочноспелыми» листьями вначале также был вегетативный рост, но уже 25/VII на одном растении появились бутоны; на других опытных растениях бутонизация началась 27/VII, 31/VII, 2/VIII и 4/VIII (по вазонам). Цветение на этих растениях началось 19/VIII, 1/IX, 11/IX и 11/XI.

Состояние опытных и контрольных растений на 26/VIII показано на фиг. 23. Слева опытное растение, к которому сверху привит черенок с парой «цветочноспелых» листьев, начинает цвести; справа контрольное растение, к которому привита пара листьев от вегетирующего растения, вегетирует. У обоих растений оставлено по 4 верхних побега. На снимке видно, что привитые вегетативные листья показывают признаки подсыхания. Подвядание и подсыхание этих листьев началось с 20/VIII, т. е. 92 дня (20/V — 20/VIII) после того, как они были привиты к растениям. Бутонизация у опытного

растения началась 25/VII, т. е. через 40 дней (15/VI — 25/VII) после того, как к нему были привиты «цветочноспелые» листья. Спустя некоторое время привитые листья у контрольных растений стали опадать, а затем опали и «цветочноспелые» листья у опытных растений. На фиг. 24 (фото 25/IX) представлено одно опытное растение в полном цвету; на отдельных побегах плоды с созревающими семенами; из привитых листьев сохранился только один.

Фиг. 25. Плодоношение растения под влиянием привитых «цветочноспелых» листьев (справа). Слева контрольная прививка. Привитые листья в обоих случаях уже опали. (Фото 19. X. 1937)

Несмотря на опадение листьев, образование семян и их созревание у опытных растений протекало без задержки, и к началу октября семена созрели. Состояние опытного и контрольного растения к концу опытов представлено на фиг. 25 от 19/X. Слева контрольное растение, к которому были привиты листья вегетирующего растения, вегетирует; справа опытное растение, к которому были привиты «цветочноспелые» листья, с вполне зрелыми плодами. И у первого и у второго растений листья опали.

Опыт показывает, что в листьях, подвергавшихся действию короткого дня с 19.V по 15.VI, накопилось столько флоригена, что пары «цветочноспелых» листьев было достаточно для того, чтобы вызвать метаморфоз растения и определить переход его побегов от вегетативного роста к цветению и плодоношению. Вместе с тем этот опыт показывает на большую стабильность флоригена к условиям внешней среды и способность его долго сохраняться в живых зеленых листьях: от момента прививки листьев к растениям и прекращения дальнейшего накопления флоригена до первых признаков его действия на меристематические ткани точек роста прошло времени от 40 дней и выше. В течение этого периода времени листья находились в таких условиях света, при которых синтез флоригена не происходит.

Таким образом, при благоприятных условиях света в листьях аккумулируется такое количество гормона цветения, что достаточно пары таких «цветочноспелых» листьев, чтобы вызвать метаморфоз побегов растения — их цветение и плодоношение.

Фиг. 26. Схема передвижения флоригена при сращивании растений верхушками (справа) и при трансплантации листьев на растения (слева): *1* — прививка листьев с вегетирующего растения — растение вегетирует, *2* — прививка «цветочноспелых» листьев — растение цветет и плодоносит, *3* — сращивание вегетирующих растений, *4* — сращиванние цветущего и вегетативного растений — вегетативное растение бутонизирует

Результаты двух последних опытов схематически изображены на фиг. 26. Слева показано влияние листьев, содержащих флориген, на цветение и плодоношение вегетирующего растения, справа влияние цветущего растения на вегетирующее при сращивании их верхушками.

IV. Заключение

Результаты опытов, проведенных с *Perilla nankinensis*, подтверждают и развивают те положения, которые были изложены нами в работе «Гормональная теория развития растений».

Основной путь движения флоригена в стебле растений это — кора. По коре идет движение гормона как сверху вниз, так и снизу вверх. Это передвижение не определяется направлением основных проводящих путей коры, а идет и в поперечном направлении по клеткам коровой паренхимы.

В опытах 1936 г. с хризантемой (*Chrysanthemum indicum*) было установлено, что движение флоригена в направлении сверху вниз идет по коре. Строение стебля хризантемы и периллы различно и характерно для них, как представителей семейств *Compositae* и *Labiatae*, а результаты опытов вполне идентичны. Это указывает на общность в закономерностях движения флоригена в различных растениях.

При прививках вегетирующих частей растений на цветущие флориген движется через место прививки в вегетирующие части и вызывает здесь цветение и образование семян. Такое же явление происходит и при обратных прививках цветущих частей растений на вегетирующие растения. На возможность влияния цветущего привоя на подвой указывал еще раньше Мичурин, который на основании своего большого опыта рекомендовал для ускорения плодоношения

гибридного сеянца прививку-копулировку в его крону черенков с плодовыми почками от другого дерева, цветущего и плодоносящего.

Большое значение при прививках имеет наличие или отсутствие листьев и побегов на обоих прививочных компонентах, причем закономерности здесь вполне одинаковые как для прямых, так и для обратных прививок. Передвижение основной массы флоригена через место прививки происходит в том случае, если на цветущем компоненте оставляются листья и на вегетирующем — побеги с точками роста. Если на цветущем компоненте оставляются свои побеги, то в вегетирующий компонент переходит незначительное количество флоригена, так как основная масса его используется побегами цветущего компонента. Если на цветущем компоненте побеги удаляются, а на вегетирующем компоненте оставляются листья, то бо́льшая часть флоригена переходит в вегетирующий компонент, но концентрация его значительно снижается в связи с наличием большого количества пластических строительных веществ, вырабатываемых листьями вегетирующего компонента, и эффект действия флоригена падает. В том случае, когда на обоих прививаемых компонентах оставляются и побеги и листья, они ведут себя, как самостоятельные организмы: цветущий компонент цветет и плодоносит, вегетирующий компонент вегетирует. Влияния цветущего компонента на вегетирующий в большинстве случаев нет, флориген через место прививки не передвигается.

Сопоставляя эти опыты с результатами опытов, проведенных с прививками периллы в 1936 г., можно видеть, что здесь приведены дальнейшие данные к анализу взаимоотношения подвоя и привоя. В опытах 1936 г. было установлено, что при наличии побегов на цветущем подвое цветения вегетирующего привоя не происходит и что при наличии листьев на вегетирующем привое цветение последнего задерживается и параллельно с репродуктивными процессами идет вегетативный рост.

Таким образом, во взаимоотношениях подвоя и привоя со стороны их взаимного влияния на цветение и плодоношение существуют простые и ясные закономерности, в которых большую роль играют листья и побеги прививаемых частей. Хотя эти закономерности вскрыты на одном растении *Perilla nankinensis*, есть все основания предполагать, что они будут правильными и для других растений.

Полного тождества здесь предполагать нельзя, так как при прививках с другими растениями могут возникнуть иные обстоятельства, связанные с специфической структурой растений, их анатомическим строением и подбором привоя и подвоя. На это указывают и факты прививок с другими растениями. Так, в наших опытах 1936 г. с прививками топинамбура (*Helianthus tuberosus*) на подсолнечник (*H. annuus*) цвели те привои топинамбура, на которых были оставлены листья, тогда как привои, у которых листья были удалены, не цвели и быстро подсохли. Произошло это вследствие того, что на подвое-подсолнечнике прошел листопад и обезлиственные привои топинамбура остались без какого-либо источника питательных веществ, хотя гормон цветения и перешел в привой до листопада. Привои у топинамбура, у которых листья не удалялись, оказались в иных условиях, потому что воду и минеральные вещества получали через стебель подсолнечника, а органические вещества вырабатывались в их листьях.

Другой факт был установлен с прививками хризантемы (*Chrysanthemum indicum*), проведенными нами в 1936 г. Верхушки вегетирую-

щих растений естественного дня прививались на цветущие растения короткого дня клином в расщеп, причем у подвоев удалялись верхушки и боковые побеги. При тех же сроках, при которых подобные опыты с периллой приводили к цветению привоев, у хризантем влияния цветущего подвоя на привой не сказывалось. Происходило это, повидимому, вследствие того, что сращивание прививаемых растений носило иной характер, чем в случае периллы, и передвижение флоригена протекало крайне медленно. Здесь нужны или более длительные сроки опытов, или иной способ прививки.

При обычном способе прививки оба или один из компонентов прививки находятся в зависимости от другого. Если делается прививка черенка в пенек, то развивающийся привой может получить воду и минеральные соли только через подвой, и подвой в свою очередь может получить органические вещества только от привоя. Эта зависимость создает лучшие условия приживаемости прививаемых растений. В наших опытах с прививками через верхушки такая зависимость была полностью устранена, и через слабо сращенные верхушки происходило передвижение флоригена. Это указывает на полную независимость направления и характера передвижения флоригена от передвижения воды и питательных веществ в растении.

Последние опыты с прививками «цветочноспелых» листьев на вегетирующие растения дают наибольшее количество фактов в пользу представления о процессах, обусловливающих цветение и плодоношение растений как гормональных процессах. В самом деле, что показывает трансплантация «цветочноспелых» листьев, т. е. листьев, взятых с цветущих растений периллы короткого дня на вегетирующие растения полного дня? В результате такой трансплантации произошел глубокий метаморфоз растений,— растения начали цвести и плодоносить. Это указывает на следующие явления: 1) в листьях растений на соответствующей длине дня (у периллы на коротком дне) происходит накопление (аккумуляция) вещества или веществ, вызывающих цветение и плодоношение растений; 2) это вещество способно сохраняться в зеленых живых листьях в течение довольно продолжительного промежутка времени в условиях, когда его новообразования не происходит; 3) это вещество действует в незначительных количествах (количество его, заключенное в двух листьях, вызывает метаморфоз побегов растения), что указывает на гормональную природу вещества; 4) это вещество — гормон цветения — способно к передвижению через место срастания прививки двух растении и обусловливает цветение и плодоношение вегетирующего компонента прививки.

Для доказательства каждого из этих выводов нами были проведены многочисленные опыты, изложенные в нашей работе «Гормональная теория развития растений». Таким образом настоящий опыт концентрирует в себе замысел и задачи многих ранее поставленных опытов.

* * *

Кольцевание и трансплантация растений являются основными приемами в практике садоводства. При помощи кольцевания достигается ускорение цветения и плодоношения многолетних плодовых деревьев. При помощи прививок также ускоряется плодоношение растений. Ускорение плодоношения многолетних плодовых растений важно при их гибридизации, когда ускоренная смена гибридных поколений может привести к более быстрому созданию новых форм.

Нужно надеяться, что изложенные здесь закономерности процессов, происходящих при кольцевании и трансплантации однолетних растений, найдут приложение и в физиологии многолетних растений.

Институт физиологии растений
имени К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
7. II. 1938.

M. Ch. CAILACHJAN. THE INFLUENCE OF THE GIRDLING AND GRAFTING ON THE FLOWERING OF PLANTS

SUMMARY

In order to elucidate the character of the translocation of the hormone of flowering in girdled and grafted plants experiments were undertaken with *Perilla nankinensis*. For the experiments with girdling there were taken plants formed in such a way that in one part there remained only leaves and in the other part only shoots. The part with the leaves was put on a short day and in these leaves the hormone of flowering was synthesized, and on the path of translocation of this hormone to the shoots there was made in the stem a ring or a cut on one side. As a result of these experiments, it was found that the transmission of the hormone of flowering through the stem, up or down, takes place through the bark and is not connected with the main paths of conduction.

For the grafts we took as the flowering components plants which had been subjected to a short day for 27 days, and as the vegetative components plants kept all the time under long-day conditions. When the flowering and vegetative components are united by grafting, the transmission of the hormone of flowering through the place of the graft takes place with equal rapidity regardless of whether the flowering component is the stock or the scion.

The chief amount of the hormone of flowering, florigen, is transmitted through the place of the graft, if there are leaves on the flowering component and shoots with growing points on the vegetative component. In the flowering component has its own shoots, there passes to the vegetative component only a small amount of florigen since most of it is used by the shoots of the flowering component. If the shoots on the flowering component are removed but leaves are left on the vegetative component, most of the florigen will pass into the vegetative component, but its concentration will be considerably lowered, due to the presence of a large amount of plastic substances manufactured by the leaves of the vegetative component, and its effect reduced. When both shoots and leaves are left on both graft components, the latter act, to a considerable degree, like independent organisms: the flowering component flowers and bears fruit; the vegetative component in most cases merely vegetates.

It is sufficient to graft a cutting with two «flower-ripe» leaves from a flowering plant on a vegetating plant to induce a metamorphosis of the latter plant, which will begin to flower and bear fruit.

K. A. Timiriazeff's Institute of Plant Physiology
Academy of Sciences
USSR

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. Х. ЧАЙЛАХЯН и Л. П. ЖДАНОВА

ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОАУКСИНА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Введение

В течение долгого времени изучение регуляторов роста — ростовых гормонов — было ограничено опытами над проростками растений, главным образом, колеоптилями злаков; при этом учитывалось влияние гормонов на вторую стадию роста — растяжение клеток. После того, как Кёгль и его сотрудники ([8, 9]) получили ростовые гормоны в чистом виде и выяснили их химическое строение, область изучения роли гормонов в растительном организме была значительно расширена. Самая постановка опытов была облегчена тем фактом, что ростовые гормоны — ауксин и гетероауксин — стали изготовляться в виде синтетических препаратов в химически чистом виде.

Было показано, что ауксины вызывают образование опухолей [Холодный ([4])], усиленный рост каллюса, а также образование корней [Лайбах ([10]), Лайбах и Фишних ([11]), Циммерман и Вилькоксон ([17])].

Задерживающее влияние верхушечной точки роста на развитие боковых побегов у некоторых растений, влияние листовой пластинки на образование отделяющего слоя у черешка и другие явления ростовых корреляций имеют в основе регуляторное действие ростовых гормонов, как это показали Тиман и Скуг ([16]) и Май ([13]). Оказалось также, что рост камбиальной ткани значительно стимулируется при добавлении синтетически полученного ростового гормона [Сноу ([15])].

Во всех этих явлениях действующим началом являются ауксины, как регуляторы ростовых процессов и процессов образования вегетативных органов. Роль ауксинов в процессах развития, в образовании цветов и семян, в подготовке растений к «цветочной спелости» в работах большинства авторов не затрагивалась. Лишь в самое последнее время ставится вопрос о возможной роли ауксинов в этих процессах. Так, Холодный ([1, 2]) считает, что ауксин является регулятором и процессов роста, и процессов развития, и что увеличение концентрации ростовых гормонов в клетках зародыша может ускорить развитие растений. Для проверки этого предположения Холодный поставил опыты, из которых успешные результаты были получены в двух опытах с овсом (сорт «Победа»); в одном опыте очищен-

ные от покровов сухие зерновки овса выдерживались в мязге из размельченного и предварительно освобожденного от зародышей эндосперма семян кукурузы, в другом опыте семена выдерживались в растворе гетероауксина (1 мг на 10 см³ воды). В первом случае был получен значительно более быстрый рост, и цветение опытных растений прошло на 12 дней раньше контрольных. В случае воздействия гетероауксином ускорения в цветении не было, но растения из семян, обработанных гетероауксином, росли быстрее и урожай зерна был выше, чем у контрольных. На основании этих опытов Холодный считает вероятным, что «концентрация ростового гормона в меристеме почек в начальный период их роста и в зародыше целого растения на первых стадиях прорастания определяет все дальнейшее развитие растения, включая сюда и последний его этап - образование плодов и семян».

Несколько иная точка зрения на роль ростовых гормонов в развитии растений была высказана Роденбургом ([14]). В опытах с земляникой, проведенных осенью и зимой в тепличных условиях, Роденбург наблюдал сильное влияние на рост растений дополнительного электрического света очень малой интенсивности, когда ассимиляции углекислоты не могло быть. Это привело его к выводу, что при изменении длины дня происходят изменения в содержании ростовых гормонов, что и обусловливает фотопериодическую реакцию. Не прибегая к постановке опытов в этом направлении, Роденбург приводит данные Лайбаха и Мая, определения которых показали, что у кукурузы семена богаты ростовым гормоном, но при прорастании количество последнего уменьшается, и спустя несколько недель падает до нуля. После такого периода падения содержания ростового гормона возникают цветы, и количество ростового гормона быстро увеличивается, особенно в связи с образованием семян. Последействие, вызываемое изменением продолжительности дневного освещения, а также яровизация растений, по мнению Роденбурга, ускоряют период обеднения растений ростовыми гормонами и тем самым ускоряют их цветение и плодоношение.

Таким образом, согласно взглядам Холодного и Роденбурга, процессы развития, т. е. цветения и плодоношения растения, определяются изменениями в количестве ростовых гормонов, имеющихся в меристематических клетках растений. При этом Холодный считает, что ускорение развития связано с повышенным содержанием ростовых гормонов, а Роденбург связывает его, наоборот, с падением их концентрации.

В нашей предыдущей работе, проведенной в 1936 г. ([3]), было показано, что ускорение или задержка цветения растений, вызванная изменением продолжительности дневного освещения, не находятся в связи с изменением количества ростовых гормонов в тканях верхушечной части растений. Количество ростового гормона изменялось под влиянием продолжительности дневного освещения таким образом, что с увеличением длины дня увеличивалось количество ростового гормона независимо от того, переходили ли растения к цветению и плодоношению, или нет. В этих опытах учитывалось то количество ауксинов, которое вырабатывалось растениями непосредственно в тканях верхушки растений. Испытание влияния дополнительного, извне внесенного ростового гормона на цветение и плодоношение, а также на рост растений представлялось следующим этапом в изучении этого вопроса.

В опытах авторов, цитированных вначале, введение синтетических препаратов ростовых веществ в растение осуществлялось различными путями: при помощи ланолиновой смеси, которой смазывались отдельные части растений; через растворы, которые или вводились при помощи трубочек в стебель растений, или засасывались срезанными растениями при погружении их на непродолжительное время в растворы.

Как показали недавние работы Гитчкока и Циммермана (7) и Купера (5), последний способ кратковременного погружения растительных отрезков (черенков) дал весьма успешные результаты в деле ускорения корнеобразования таких многолетних растений, как лимон, клен, остролист и другие. При испытании влияния гетероауксина на рост и развитие растений важно ввести его в самые первые фазы развития. Поэтому в первую очередь нами, как и в опытах Холодного, было испытано погружение сухих семян в водные растворы гетероауксина.

II. Опыты по влиянию гетероауксина на рост и развитие растений

Основная задача опытов была проследить действие гетероауксина на рост и развитие растений при кратковременной обработке семян до посева.

Сухие семена погружались на сутки в растворы гетероауксина. Гетероауксин — β-индолилуксусная кислота — был получен в готовом виде от доктора Манске из Канады (Canada, Ottawa, National Research Council). Семена погружались в растворы гетероауксина четырех концентраций: 5, 10, 25 и 50 мг препарата на 100 см³ дистиллированной воды. Для лучшего растворения гетероауксина до прибавления воды он растворялся в небольшом количестве этилового спирта. Спустя 24 часа семена вынимались из растворов и без промывания водой заделывались в почву в глиняные вазоны так же, как и контрольные, семена которых в течение суток были погружены в воду.

Опыты с предпосевной обработкой семян гетероауксином были проведены в 2 срока. В первый срок (9.VI.1937) были взяты семена следующих растений: яровая пшеница *Lutescens* 062, озимая пшеница *Lutescens* 0329 (*Triticum vulgare*), овес 0776 Шатиловской опытной станции (*Avena sativa*), просо Саратовской опытной станции (*Panicum miliaceum*), яровая вика Лиговская А-201 ВИР (*Vicia sativa*), кочопля кряж Новгород-Северский (*Cannabis sativa*), горчица белая (*Sinapis alba*) и перилла декоративная (*Perilla nankinensis*). Для обработки семян этих растений были взяты три концентрации: 10, 25 и 50 мг на 100 см³ воды. Через 24 часа семена, погруженные и в воду, и в растворы гетероауксина, наклюнулись и в таком состоянии были высажены в почву. Семена контрольные и обработанные каждой из 3 концентраций гетероауксина высевались в 3 вазона, по 5 растений в каждом.

В дальнейшем проводились через каждые 10 дней фенологические наблюдения за развитием и промеры высоты растений.

Во второй срок (27.VII) были взяты семена льна (*Linum usitatissimum* L.) и гороха (*Pisum sativum*.). Сухие семена этих растений обрабатывались четырьмя концентрациями гетероауксина: 5, 10, 25 и 50 мг на 100 см³ воды. Срок погружения семян в растворы также был 24 часа. Семена каждого варианта высевались в 3 вазона, по 9 растений в каждом.

Как правило, всходы семян, обработанных гетероауксином высокой концентрации (50 мг на 100 см³), появлялись позднее, чем контрольных необработанных семян. В одном случае — у льна — семена, обработанные высокой концентрацией гетероауксина, не взошли, за исключением одного растения.

Данные по всхожести семян и появлению всходов представлены в табл. 1, где также показана скорость прохождения растениями последовательных фаз развития.

Приведенная таблица показывает, что гетероауксин в высоких концентрациях задержал появление всходов, причем у одних растений, как пшеница яровая и озимая, конопля и перилла, задерживающее действие имела лишь наиболее высокая концентрация — 50 мг на 100 см³ воды; у других растений, как горчица, лен и горох, задерживающее действие усиливалось по мере увеличения концентрации гетероауксина.

Исключение составляет овес, у которого погружение семян в растворы гетероауксина не вызвало задержки в прорастании семян и появлении всходов.

В дальнейших фазах развития растения из семян, обработанных гетероауксином, отстают от контрольных. При подсчетах продолжительности отдельных фаз развития от дня посева получаются цифры, показывающие, что гетероауксин как бы задерживает развитие растений. Однако эта задержка в развитии целиком зависит от задержки в появлении всходов, на что указывает подсчет продолжительности фаз развития растений не от дня посева, а от начала появления всходов. При таком подсчете тоже остаются различия, но эти различия в 2—3 дня, не имеющие закономерного характера, не могут служить указанием на то, что гетероауксин задержал развитие растений.

Последовательная задержка в развитии растений в зависимости от увеличения концентрации гетероауксина наблюдается у горчицы, хотя и здесь она не превышает 3 дней. Начало созревания семян у растений горчицы наступило в различные сроки; так, длина периода от посева до начала созревания семян для контрольных растений была 39 дней, в случае погружения семян в раствор гетероауксина 10 мг на 100 см³ воды — 39 дней, при 25 мг — 47 дней и при 50 мг — 47 дней.

Соответственные цифры при подсчете длины периода от появления всходов до начала созревания семян — 33, 32, 38 и 36 дней. Здесь задержка в развитии растений более значительна и связана с влиянием гетероауксина.

Она не носит случайного характера, как это будет видно при разборе влияния гетероауксина на рост растений.

Как контрольные, так и опытные растения периллы и гороха не бутонизировали и не цвели, а растения озимой пшеницы в трубку не вышли.

Все эти данные по развитию опытных и контрольных растений показывают, что при погружении сухих семян в растворы гетероауксина последующее развитие испытанных 10 растительных форм не было ускорено или задержано, за исключением горчицы, где гетероауксин в высоких концентрациях вызвал некоторую задержку в развитии растений.

Влияние гетероауксина сказалось не только на скорости прорастания семян, но и на последующем росте растений. Данные по динамике роста растений в течение вегетационного периода приводятся в

Таблица 1

Развитие растений из семян, обработанных гетероауксином

№ п/п.	Растение	Концентрация гетероауксина в мг на 100 см³ воды	Число дней от посева до всходов	Число дней от посева до: кущения	выхода в трубку	колошения или бутонизации	цветения	Число дней от появления всходов до: кущения	выхода в трубку	колошения или бутонизации	цветения
				I. Растения посева 10.VI							
1	Яровая пшеница Lutescens 062	Контроль	5	15	23	41	47	10	18	36	42
		10	5	15	25	42	47	10	20	37	42
		25	5	16	26	44	49	11	21	39	44
		50	7	17	27	46	49	10	20	39	42
2	Озимая пшеница Lutescens 0329	Контроль	5	15	—	—	—	10	—	—	—
		10	5	14	—	—	—	9	—	—	—
		25	5	15	—	—	—	10	—	—	—
		50	9	18	—	—	—	9	—	—	—
3	Овес 0776 Шатиловской станции	Контроль	5	16	29	50	—	11	24	45	—
		10	5	16	29	50	—	11	24	45	—
		25	5	16	29	50	—	11	24	45	—
		50	5	17	30	51	—	12	25	46	—
4	Просо Саратовской станции	Контроль	6	21	33	49	—	15	27	43	—
		10	9	21	32	49	—	12	23	40	—
		25	9	21	32	49	—	12	23	40	—
		50	9	21	33	50	—	12	24	41	—
5	Вика яровая Луговская А-201 ВИР	Контроль	7	—	—	—	43	—	—	—	36
		10	7	—	—	—	43	—	—	—	36
		25	9	—	—	—	47	—	—	—	38
		50	11	—	—	—	49	—	—	—	38
6	Конопля (мужские растения)	Контроль	5	—	—	21	33	—	—	16	28
		10	5	—	—	21	34	—	—	16	29
		25	5	—	—	21	35	—	—	16	30
		50	7	—	—	21	35	—	—	14	28
7	Перилла	Контроль	10	—	—	—	—	—	—	—	—
		10	9	—	—	—	—	—	—	—	—
		25	9	—	—	—	—	—	—	—	—
		50	11	—	—	—	—	—	—	—	—
8	Горчица белая	Контроль	6	—	—	19	25	—	—	13	19
		10	7	—	—	21	28	—	—	14	21
		25	9	—	—	21	31	—	—	12	22
		50	11	—	—	25	33	—	—	14	22
				II. Растения посева 28/VII							
9	Лен . . .	Контроль	6	—	—	53	—	—	—	47	—
		5	6	—	—	54	—	—	—	48	—
		10	6	—	—	56	—	—	—	50	—
		25	10	—	—	59	—	—	—	49	—
		50	13	—	—	60	—	—	—	47	—
10	Горох . .	Контроль	6	—	—	—	—	—	—	—	—
		5	6	—	—	—	—	—	—	—	—
		10	7	—	—	—	—	—	—	—	—
		25	10	—	—	—	—	—	—	—	—
		50	13	—	—	—	—	—	—	—	—

Фиг. 2. Растения вики из семян, обработанных гетероауксином, через 25 дней после посева. 1 — контроль, 2 — 10 мг. гетероауксина, 3 — 25 мг., 4 — 50 мг на 100 см³ воды. (Фото 5. VII. 1937)

и контрольные растения ничем не отличались друг от друга; наконец, у третьих обработка семян гетероауксином привела к тому, что растения из этих семян стали перерастать контрольные и к концу опыта были значительно выше последних.

Растениями, у которых действие гетероауксина, поглощенного семенами, оставило одинаковый отпечаток на ростовых процессах в

Фиг. 3. Растения льна из семян, обработанных гетероауксином, через 28 дней после посева: 1 — контроль, 2 — 5 мг гетероауксина, 3 — 10 мг, 4 — 25 мг, 5 — 50 мг на 100 см³ воды (Фото 25. IX. 1937)

Фиг. 4. Растения яровой пшеницы из семян, обработанных гетероауксином, через 25 дней после посева: 1 — контроль, 2 — 10 мг гетероауксина, 3 — 25 мг, 4 — 50 мг на 100 см³ воды. (Фото 4. VII. 1937)

течение всего вегетационного периода, были вика и лен. Данные таблицы 1 и фиг. 2 и 3 ясно показывают состояние растений в результате обработки семян вики и льна гетероауксином. На фиг. 2 контрольные растения вики в вазоне слева (1) крупнее, чем опытные растения в вазонах справа (2—4), где растения тем меньше, чем выше была концентрация гетероауксина. Такое отношение сохранилось до конца опытов с тем исключением, что при слабой концентрации гете-

Фиг. 5. Растения яровой пшеницы из семян, обработанных гетероауксином, через 53 дня после посева: 1 — контроль, 2 — 10 мг гетероауксина, 3 — 25 мг, 4 — 50 мг на 100 см³ воды. (Фото 2. VIII. 1937)

Фиг. 6. Растения горчицы из семян, обработанных гетероауксином, через 25 дней после посева: 1 — контроль, 2 — 10 мг гетероауксина, 3 — 25 мг, 4 — 50 мг на 100 см³ воды. (Фото 5. VII. 1937)

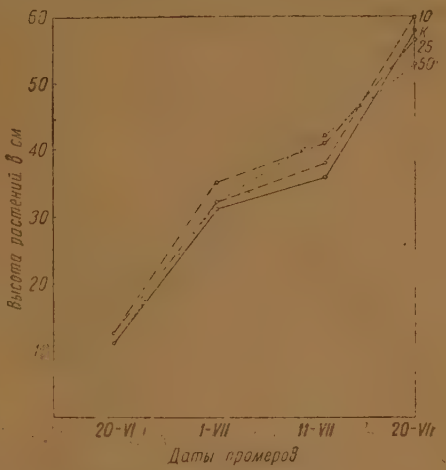
роауксина растения вики в последний промер были выше контрольных. У льна депрессия роста была ярко выражена от начала до конца опыта. На фиг. 3 при соединении верхушек растений льна одной линией получим ниспадающую кривую роста по мере увеличения концетрации гетероауксина, взятого для обработки семян.

Наибольшую группу растений составляли те, у которых после

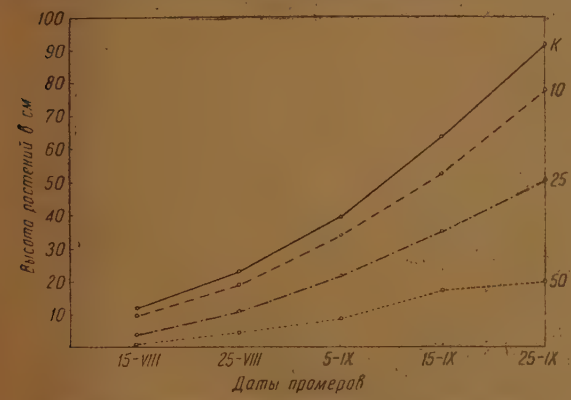
Фиг. 7. Растения горчицы из семян, обработанных гетероауксином, через 53 дня после посева: 1 — контроль, 2 — 10 мг гетероауксина, 3 — 25 мг, 4 — 50 мг на 100 см³ воды. (Фото 2. VIII. 1937)

некоторой задержки роста под влиянием гетероауксина в первые 10—15 дней после посева произошло постепенное выравнивание опытных и котрольных растений. К таким относятся: пшеница яровая и озимая, просо, горох, перилла и конопля. В качестве примера можно взять яровую пшеницу Lutescens 062. На фиг. 4 видна задержка роста растений пшеницы в результате обработки семян повышающимися концентрациями гетероауксина (2, 3, 4); на фиг. 5 опытные (2, 3, 4) и контрольные (1) растения яровой пшеницы по росту не отличаются друг от друга.

Из всех испытанных форм лишь горчица показала своеобразную реакцию на действие гетероауксина. Вначале, как и у большинства растений, гетероауксин у горчицы вызвал также задержку роста; растения тем меньше ростом, чем больше концентрация гетероауксина (фиг. 6). Ко времени фотоснимка, представленного на фиг. 6 от 5.VII, средняя высота контрольных растений (1) была 26 см, опытных: в случае слабой концентрации гетероауксина (2) — 24 см, средней концентрации, (3) — 18 см и сильной концентрации (4) — 12 см. С течением времени опытные растения последовательно перерастали контрольные и к концу опытов, когда был сделан второй фотоснимок (фиг. 7), отношение получилось обратное: контрольные имели среднюю высоту 47 см и опытные — 64, 66 и 69 см.



Фиг. 8. Влияние гетероауксина на рост овса



Фиг. 9. Влияние гетероауксина на рост льна

Приведенные опытные данные показывают, что действие гетероауксина на рост различных растений при обработке его растворами сухих семян проявляется различно.

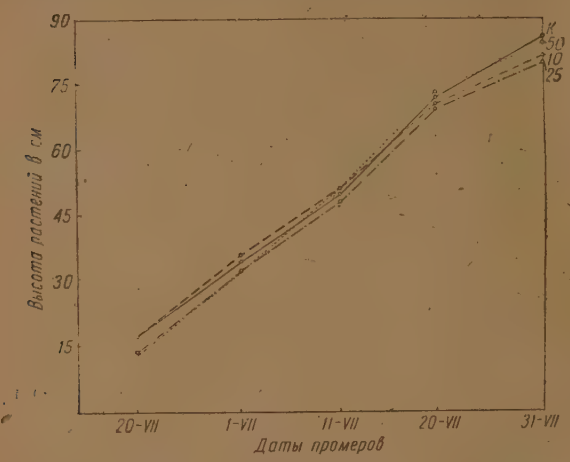
Испытанные 10 растительных форм можно в этом отношении разделить на 4 группы:

I группа. Овес. Гетероауксин в первые 30 дней вызывает небольшое ускорение роста молодых растений, которое сохраняется и впоследствии (график на фиг. 8).

II группа. Лен и вика. Гетероауксин задерживает рост растений от начала до конца вегетационного периода, причем задерж-

ка роста тем больше, чем выше концентрация гетероауксина (график на фиг. 9).

III группа. Пшеница яровая и озимая, просо, горох, перилла и конопля. Гетероауксин в первое время (10—15 дней) вызывает задержку роста, которая впоследствии исчезает, и опытные растения выравниваются с контрольными (график на фиг. 10).



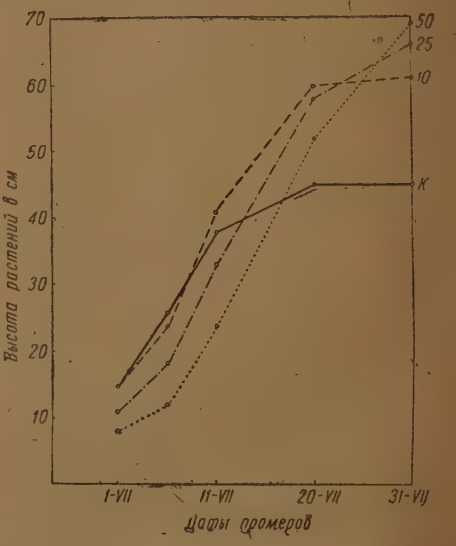
Фиг. 10. Влияние гетероауксина на рост пшеницы

IV группа. Горчица. Гетероауксин в первые 10—15 дней задерживает рост растений в тем большей мере, чем выше концентрация гетероауксина, но затем, когда рост контрольных растений останавливается, рост опытных под влиянием гетероауксина продолжается, и они перерастают контрольные и тем больше, чем выше была концентрация гетероауксина в растворах (график на фиг. 11).

В конце опытов было произведено определение сухого веса растений, для чего надземные части и корни, предварительно отмытые от почвы, высушивались при температуре 105°.

Данные по сухому весу растений приведены в табл. 3.

Как видно из этой таблицы, у овса и у проса закономерных изменений в продукции сухого вещества в связи с обработкой семян гетероауксином нет, но у отдельных опытных вариантов продукция выше. У яровой и озимой пшеницы имеется некоторое увеличение сухого веса в опытных вариантах сравнительно с контрольными. У льна и вики сухой вес одного растения становится меньше по мере увеличения концентрации гетероауксина, что вполне согласуется с данными по высоте этих растений. У горчицы сухой вес одного растения, наоборот, тем больше, чем выше концентрация гетероауксина, что также совпадает с данными по росту растений горчицы к концу опытов.



Фиг. 11. Влияние гетероауксина на рост горчицы

Таблица 3

Продукция сухого вещества растений из семян, обработанных гетероауксином (в г)

№ п/п.	Растение	Сухой вес одного растения, в г				
		контроль	гетероауксина на 100 см³ воды			
			5 мг	10 мг	25 мг	50 мг
1	Пшеница яровая Lutescens 062	3.17	—	3.65	4.19	4.05
2	Пшеница озимая Lutescens 0329	5.11	—	5.78	6.46	5.83
3	Овес 0776 Шатиловской стан.	5.13	—	4.80	5.17	5.99
4	Просо	5.63	—	6.85	5.97	6.45
5	Вика	1.88	—	1.64	1.33	1.16
6	Горчица	2.49	—	3.53	4.14	4.42
7	Лен	1.94	1.66	1.58	0.85	0.25

III. Обсуждение результатов

Изучение влияния гетероауксина на развитие растений показало, что поглощенный сухими семенами гетероауксин не ускорял и не тормозил развития растений. Лишь в одном случае у горчицы наблюдалась задержка в цветении и плодоношении, вызванная высокими концентрациями гетероауксина.

Таким образом, предположение о возможном участии ауксинов в ускорении развития растений произведенными опытами не подтвердилось. Выводы Холодного базируются на следующем суждении: семена овса, выдержанные в мязге из размельченного эндосперма кукурузы, дали растения, цветение которых значительно ускорилось (результаты 1-го опыта); в эндосперме кукурузы имеется большое количество ауксинов, которые не были потреблены, так как зародыши кукурузы от эндосперма были предварительно отделены; следовательно, ускорение развития произошло за счет ауксинов кукурузы. Чтобы доказать это, необходимо было воздействовать на семена овса чистыми препаратами ауксина. Это и составило 2-й опыт, который был поставлен Холодным; результаты показали, что ускорения при выдерживании семян в растворе гетероауксина не получилось и, следовательно, высказанное предположение не оправдалось. В этом отношении наш опыт с овсом целиком подтверждает результаты опыта Холодного: развитие растений овса после появления всходов проходило одинаково, независимо от того, были ли обработаны семена гетероауксином или нет. Ускорение цветения в случае выдерживания семян овса в эндосперме кукурузы по 1-му опыту Холодного, повидимому, вызывается другими веществами, которые повлияли на цветение растений.

Что же касается данных по формообразовательному влиянию гетероауксина на образование каллюса, корнеобразование и деформации в листьях и стеблях, которые вызывались в опытах Лайбаха и Мая ([12]), обмазыванием почек ланолиновой пастой с гетероауксином, то

все это — ростовые явления, не связанные с цветением и плодоношением растений.

Предположение Роденбурга противоположного характера о необходимости уменьшения количества ростовых гормонов как условия для образования цветов основано на том соображении, что рост и, повидимому, содержание ростовых гормонов у кукурузы (растения короткого дня) падает под влиянием искусственно укороченного дня, и это вызывает быстрый переход растений к цветению.

Как показали наши опыты, рост и содержание ростового гормона под влиянием короткого дня уменьшается у растений разнообразного типа, как, например, у горчицы, люпина (растения длинного дня), и в этих же условиях не ускоряется а, наоборот, тормозится их цветение. Другое соображение Роденбурга, что при яровизации семян задерживается рост проростков и уменьшается количество ростового гормона, вследствие чего в дальнейшем идет более быстрое развитие растения, неприложимо к тем случаям, когда яровизацию проходят взрослые растущие растения. Таким образом и соображения Роденбурга не находят подтверждения в экспериментальном фактическом материале.

В связи с этим особого внимания заслуживает недавняя работа Досталя и Хошека (6) о влиянии гетероауксина на развивающиеся побеги у *Circaea intermedia*. Отрезки растений с одной парой листьев расщеплялись в продольном направлении и у одной расщепленной половинки смесью ланолина и 0.5% гетероауксина смазывались поверхность на стебле, поверхность листа или непосредственно почка в пазухе кроющего листа; другая половинка служила контрольной и смазывалась водной ланолиновой пастой. При смазывании гетероауксином верхушечных отрезков «чисто цветообразующей природы», т. е. готовых к цветению, они превращались в побеги, несущие клубеньки, и сильно задерживались с цветением, тогда как контрольные побеги развивались в типичные цветоносные побеги. Гетероауксин вызывал, с одной стороны, усиленное образование корней и с другой — задержку в образовании цветов.

Как уже было показано в наших опытах, гетероауксин в высоких концентрациях вызвал задержку в цветении горчицы. При этом ростовые процессы у таких растений проходили более длительное время, и они становились со временем значительно выше контрольных растений. Повидимому, в этом случае при снабжении растений ростовыми гормонами искусственным путем продолжительнее идут процессы роста, пластические (строительные и энергетические) вещества используются, и цветение растений задерживается. Подобное соображение применено и к опытам Досталя и Хошека, где гетероауксин, непосредственно вызывая образование таких органов, как корни, и усиливая ростовые процессы, тем самым задерживал формирование побегов в сторону репродуктивного развития.

Изменения роста под влиянием гетероауксина — ростового гормона — вполне понятны, так как он является регулятором роста. Большинство растений в опытах испытывало депрессию в росте; у одних растений (пшеница, просо, горох, перилла, конопля) это наблюдалось только в первые фазы развития, как это было у ячменя и проса в опытах Холодного. Другие, как лен и вика, медленно прорастали и в течение всего времени значительно отставали в росте, т. е. вели себя так, как гречиха в опытах Холодного.

В отношении взятого сорта овса ускорение в росте можно было

наблюдать только вначале, а затем различие, хотя и сохранилось, но было незначительным.

Во всяком случае есть все основания считать, что при удачно подобранной концентрации гормона и его успешном внесении в растение можно изменить направленность ростовых процессов. На это указывает и наш опыт с горчицей, где в связи с действием гетероауксина мы имели закономерные изменения роста растений сначала в сторону торможения, а затем в результате более продолжительного срока роста растений, их большую величину сравнительно с контрольными растениями.

IV. Итоги работы

1. Для испытания действия гетероауксина на рост и развитие растений были взяты пшеница яровая и озимая, овес, просо, вика, конопля, перилла, горчица, лен и горох.

При погружении сухих семян в растворы гетероауксина (5, 10, 25 и 50 мг на 100 см³ воды) в течение суток цветение и плодоношение растений из этих семян не были ускорены или задержаны. Исключение составила горчица, где гетероауксин в высоких концентрациях вызвал некоторую задержку в развитии растений.

2. На рост растений действие гетероауксина сказалось различным образом для разных растительных видов. У овса вначале было небольшое ускорение роста, которое сохранилось впоследствии. У большинства культур гетероауксин вызвал задержку роста в первые периоды роста; впоследствии у одних растений различия в росте постепенно исчезли (пшеница, просо, горох, перилла, конопля), у других растений они сохранились до конца опытов (лен, вика).

У горчицы гетероауксин вызвал в первые 10—16 дней задержку роста, но впоследствии, благодаря более растянутому периоду роста, опытные растения переросли контрольные.

3. К концу опытов сухой вес растений в связи с обработкой семян гетероауксином у овса и проса, а также у яровой и озимой пшеницы был больше у опытных вариантов. У льна и вики по мере увеличения концентрации гетероауксина продукция сухого вещества на одно растение уменьшилась, а у горчицы увеличилась.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.

Поступило
5. XI. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Холодный Н. Г., Проблема химической регуляции морфогенеза и развития растений, Природа, № 3, стр. 75—81, 1936.
[2] Холодный Н. Г., Гормонизация растений, Природа, № 2, стр. 36—46, 1937.
[3] Чайлахян М. Х. и Жданова Л. П., Влияние продолжительности дневного освещения на образование ростового гормона в растениях, Труды Института физиологии растений Академии Наук СССР, № 3, 1937.
[4] Cholodny N., Zur Physiologie der pflanzlichen Wuchshormons, Planta, Bd. 14, S. 207—216, 1931.
[5] Cooper W. C., Transport of root-forming hormone in woody cuttings, Plant Physiology, vol. II, № 4, pp. 779—793, 1936.
[6] Dostál R. und Hošek M., Über den Einfluss von Heteroauxin auf die Morphogenese bei *Circaea* (das Sachssche Phänomen), Flora, Bd. 31, S. 263—286, 1937.
[7] Hitchcock A. E. and Zimmerman P. W., Effect of growth substances on the rooting response of cuttings, Contrib. from Boyce Thompson Inst., vol. 8, № 1, pp. 63—79, 1936.
[8] Kögl F. und Erxleben H., Über die Isolierung der Auxin a und b, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 225, S. 215—229, 1934.

[9] Kögl, F., Haagen-Smit A. J. und Erxleben H. Über ein neues Auxin («Heteroauxin») aus Harn. 11. Mitteilung über pflanzliche Wachstumsstoffe, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 228, S. 90—103, 1934.
[10] Laibach F., Über die Auslösung von Kallus und Wurzelbildung durch β-Indolilessigsäure, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd., LIII, H, 3, S. 359—364, 1935.
[11] Laibach F. und Fischnich O., Über eine Testmetode zur Prüfung der kallusbildenden Wirkung von Wuchsstofpasten, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. LIII, H. 4, S. 469—478, 1935.
[12] Laibach F. und Mai G., Uber die künstliche Erzeugung von Bildungsabweichungen bei Pflanzen, Archiv für Entwicklungsmech., Bd. 134, H. 1, S. 200—206, 1936.
[13] Mai G., Korrellationsuntersuchungen an enspreiteten Blattstielen mittels lebender Orchideenpollinnien als Wuchsstoffquell, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 79, H. 5, S. 681—713, 1934.
[14] Roodenburg J. W. M., Der Einfluss der Tageslänge im Zusammenhang mit der künstlichen Pflanzenbeleuchtung im Winter, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. LV, H. 1, S. 5—32, 1937.
[15] Snow R., Activation of cambial growth by pure hormones, New Phytologist, vol. 34, № 5, pp. 347—360, 1935.
[16] Thimann K. V. and Skoog F., On the inhibition of bud development and other functions of growth substance in Vicia Faba, Proc. Roy. Soc. London, vol. 114, pp. 317—339, 1934.
[17] Zimmerman P. W. and Wilcoxon F., Several chemical growth substances which cause initiation of roots and other responses in plants, Contrib. from Boyce, Thompson Inst., vol. 7, № 3, pp. 209—229, 1935.

M. CH. ČAJLACHJAN and L. P. ŽDANOVA. INFLUENCE OF HETERO-AUXINE ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF PLANTS BY TREATMENT OF SEEDS

SUMMARY

1. In order to test the action of hetero-auxine upon the growth and development of plants — summer and winter wheat, oats, millet, vetch, hemp, perilla, mustard, flax and peas were taken.

When the dry seeds were immersed into solutions of hetero-auxine (5, 10, 25 and 50 mgr per 100 cub. cent. of water) during 24 hours, the flowering and fruit bearing of the plante out of these seeds were neither accelarated, nor retarded; mustard was an exception, where hetero-auxine in high concentrations called forth some delay in the development of the plants.

2. For different vegetative species the action of hetero-auxine on the growth of plants was manifested differently. In oats there was first a small acceleration which later on also maintained, In the majority of crops hetero-auxine called forth a delay of growth in the first periods of growing; afterwards, in some plants, the differences in growth gradually dissappeared (wheat, millet, peas, perilla, hemp), in other plants they were preserved until the end of the experiments (flax, vetch).

In mustard hetero-auxine called forth in the first 10—15 days a delay of growth, but later on, owing to a more extended period of growth the experimental plants outgrew the controls.

3. Towards the end of the experiments, in connection with the treatment of the seeds with hetero-auxine, the dry weight of plants in oats, in millet and also in summer and winter wheat was greater in experimental variants. In flax and in vetch, in proportion to the increase of the concentration of hetero-auxine, the production of dry matter per one plant decreased, and in mustard, on the contrary, — it increased.

K. A. Timiriazeff's Institute of Plant Physiology.
Academy of Sciences. USSR.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

В. С. ШАРДАКОВ

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СОСУЩЕЙ СИЛЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ МЕТОДОМ СТРУЕК

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Описывается метод определения сосущей силы растительных тканей и органов. Метод основан на том, что при помещении растительных клеток в растворы сахара различной концентрации последняя изменяется (увеличивается или уменьшается) благодаря обмену водой между клетками и раствором. Изменение концентраций влечет за собой изменение показателя преломления и удельного веса растворов. Это позволяет производить сравнение концентрации каждого раствора после пребывания в нем клеток с его первоначальной концентрацией. Сравнение производится путем выпускания одного раствора, набранного стеклянной трубкой, в другой. По направлению движения струйки, видимой благодаря изменению показателя преломления, можно судить об увеличении или уменьшении концентрации раствора по сравнению с первоначальной а, следовательно, и о соотношении величин сосущей силы и осмотического давления раствора.

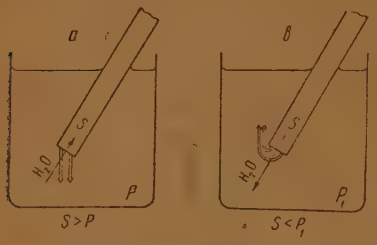
При изучении вопросов физиологии растений, связанных с поступлением, отдачей или передвижением воды в растении, часто бывает необходимо определить сосущую силу клеток, так как последняя является показателем реальной возможности клеток заполучать и удерживать воду ([4, 5, 8]).

От соотношения сосущей силы клеток корня и сосущей силы почвы зависит, будет ли вода поступать в растение ([5, 7]). Тем же соотношением определяется направление передвижения воды в пределах растения от клетки к клетке ([4, 5]). Изменение сосущей силы клеток листа является способом внеустьичной регулировки транспирации. Если учесть, что все указанное самым тесным образом связано со способностью растения противостоять действию неблагоприятных факторов внешней среды, то значение определения сосущей силы станет ясным. Например, при изучении вопросов засухоустойчивости, солеустойчивости, морозоустойчивости измерение сосущей силы растительных клеток может дать ценные указания.

Можно предполагать, что по величине сосущей силы, как показателю степени ненасыщенности клеток водой, возможно будет делать заключения о потребности растения в воде, т. е. производить физиологическую оценку схем орошения и определение сроков полива.

Несмотря на всю важность этой величины, она редко определяется. Это объясняется исключительно тем, что существующие методы, разработанные Уршпрунгом и Блюмом ([7]), трудны, трудоемки и, что самое главное, применимы далеко не для всех объектов.

В 1931 г. Арциховским и Осиповой ([1], [6]) был предложен очень простой и быстрый метод определения сосущей силы тканей растения. В основу метода положена возможность непосредственного наблюдения за направлением передвижения воды в клетки или из клеток при погружении их в растворы сахара различной концентрации. Эта возможность обусловлена изменением концентрации раствора сахара вблизи погруженного в него кусочка ткани или органа. При поступлении воды в клетки концентрация сахарного раствора повышается, при обратном движении воды она убывает. Одновременно с этим происходят изменения показателя преломления раствора и его удельного веса. Благодаря первому изменению становятся видимыми — появляются струйки; благодаря второму — возможно судить о направлении этих изменений по движению струек вверх или вниз, а следовательно, и определить направление передвижения воды между клетками и раствором. Если сосущая сила клеток испытуемого растения выше, чем сосущая сила (осмотическое давление) раствора сахара, то вода из раствора направляется в клетки. Концентрация раствора вблизи ткани и его удельный вес увеличиваются, и струйки направляются вниз. Если, наоборот, сосущая сила клеток меньше, чем осмотическое давление раствора, то раствор отнимает воду от клеток. Концентрация и удельный вес его уменьшаются, и струйки направляются вверх. Таков принцип метода Арциховского (см. фиг. 1 и табл. 1).



Фиг. 1. Направление движения струек при различном соотношении сосущей силы (S) и осмотического давления раствора (P). a) Сосущая сила больше, чем осмотическое давление, вода (стрелка с оперением) поступает в клетки, струйки направляются вниз; b — сосущая сила меньше осмотического давления раствора, последний отнимает воду от клеток, струйки направляются вверх

Таблица 1

Соотношения между сосущ. силой клеток (S) и сосущ. силой (осмот. давл.) раствора (P)	Направления передвижения воды	Изменения в растворе сахара. Увелич. (+), отсутств. изменения (0) или уменьшение (—)			Возникнов. (+) или отсутствие (0) струек	Направление движения струек в растворе
		концентрация раств.	показатель преломления	удельного веса		
S>P	Из раствора в клетки	+	+	+	+	Вниз
S=P	Передвижение воды отсутствие	0	0	0	0	—
S<P	Из клеток в раствор	—	—	—	—	Вверх

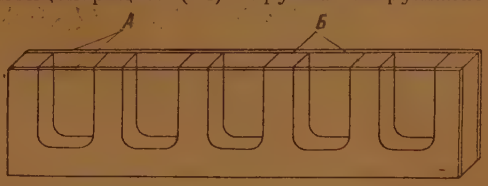
Однако этот чрезвычайно остроумный метод не получил сколько-нибудь широкого распространения благодаря тому, что он оказался применимым далеко не для всех объектов. Струйки, как и направление их движения, легко наблюдаются только у растений с высокой сосущей силой, таких, например, как саксаул, с которым работал ав-

тор метода (1), или хондрилла, тамарикс, песчаная полынь (3). При испытании метода для ряда других растений: хлопчатника, люцерны, злаков — струйки невидимы, следовательно, метод для данных объектов неприменим. Объяснение этому приведено ниже.

Учитывая достоинства метода, его простоту, скорость определения и правильность принципиального обоснования, необходимо было сделать попытку улучшить его и расширить возможность применения.

Прежде всего необходимо было определить чувствительность метода,— при каких минимальных разницах в концентрации растворов сахара можно еще обнаружить струйки.

Определение чувствительности метода производилось следующим образом: в узкую стеклянную трубку (как в пипетку) набирался раствор сахара определенной концентрации (C_1). Трубка погружалась затем в сосуд с плоскопараллельными стенками (фиг. 2) с раствором сахара другой концентрации (C_2). Жидкость из трубки медленно выпускалась в сосуд. В проходящем свете наблюдались видимость струйки и направление ее движения. Степень видимости струйки и легкость обнаружения ее движения оценивалась по трехбалльной системе. Испытания производились как при перенесении трубкой более крепкого раствора в сосуд со слабыми ($C_1 > C_2$; $C_1 - C_2 = +\Delta C$), так и наоборот ($C_1 < C_2$; $C_1 - C_2 = -\Delta C$). Различия в концентрациях растворов постепенно уменьшались, пока обнаружение струек не стало затруднительным.



Фиг. 2. Сосуд для наблюдения струек: А — стеклянные пластинки; Б — пластелин или воск

Можно было предполагать, что при одной и той же разнице в концентрациях ($\pm\Delta C$), но в зависимости от крепости двух сравниваемых растворов (C_1 и C_2) чувствительность будет неодинаковой. Поэтому испытывались растворы, близкие к двумолярному, и в десять раз более слабые, близкие к 0.2 мол. Результаты определения чувствительности приведены в табл. 2. Там же приведены данные по сравнению трубок различного диаметра, испытывавшихся в опыте.

Рассмотрение приведенной таблицы показывает, что чувствительность метода чрезвычайно высока, он обнаруживает различия в концентрациях раствора сахара порядка тысячных долей молярности.

Чувствительность неодинакова для растворов различной крепости. Так, например, струйки хорошо заметны при разнице в концентрации в 0.001 мол., если испытываются растворы, близкие к двумолярному. Для более слабых растворов, близких 0.2 мол., струки обнаруживаются при большей разнице в концентрациях, а именно: 0.003 мол.

Этим отчасти объясняется ограниченность применения метода Арциховского только к растениям с высокой сосущей силой. Кроме того, для изменения концентрации определенного объема раствора на одну и ту же величину, например, на 0.001 мол., при большей крепости исходного раствора требуется прибавить или удалить значительно меньшее количество воды, чем в том случае, если исходный раствор является слабо концентрированным. Это вытекает из характера зависимости между концентрацией и объемом:

$$c = \frac{1}{v} \text{ и } -\frac{dv}{dc} = \frac{1}{c}.$$

Таблица 2

27.1 1936. Темп. 12°С

№ п/п.	Разница в концентрации сравниваемых растворов в долях молярности [1] ±ΔС	Оценка видимости и легкости обнаружения движения струек при применении трубок различного диаметра [2]: Трубки диаметром 2.0 — 1.5 мм: видимость струйки	Трубки диаметром 2.0 — 1.5 мм: направл. движения струйки	Трубки диаметром 1.0 — 0.8 мм: видимость струйки	Трубки диаметром 1.0 — 0.8 мм: направл. движения струйки	Трубки диаметром 0.3 — 0.2 мм: видимость струйки	Трубки диаметром 0.3 — 0.2 мм: направл. движения струйки
	А. Крепкие растворы: 2.000; 1.999; 1.997; 1.995 мол.						
1	+ 0.001	++	+	++	0	++	0
2	+ 0.002	++	+	++	+	++	0
3	+ 0.003	++	++	++	+	++	+
4	+ 0.004	++	++	++	++	++	+
5	+ 0.005	++	++	++	++	++	+
6	— 0.001	+	0	++	0	++	0
7	— 0.002	+	+	++	0	++	0
8	— 0.003	++	+	++	+	++	+
9	— 0.004	++	+	++	+	++	+
10	— 0.005	++	+	++	++	++	+
	Б. Слабые растворы: 0.200; 0.199; 0.197; 0.195 мол.						
11	+ 0.001	0	0	0	0	0	0
12	+ 0.002	0	0	+	+	0	0
13	+ 0.003	0	0	+	+	+	+
14	+ 0.004	+	++	++	++	+	+
15	+ 0.005	+	++	++	++	++	++
16	— 0.001	0	0	0	0	0	0
17	— 0.002	0	0	0	0	0	0
18	— 0.003	+	++	+	+	+	+
19	— 0.004	++	++	++	++	+	++
20	— 0.005	++	++	++	++	++	++

Примечание.

1. Знак (+) у величины разницы в концентрации (+ΔС) означает, что в трубку набирался раствор с большой концентрацией (C_1) и переносился в раствор с меньшей концентрацией (C_2), т. е. $C_1 > C_2$. Наоборот, знак минус (—) у ΔС означает, что более слабый раствор переносился трубкой в более крепкий.

2. Оценка производилась по трехбалльной системе: ++ хорошо заметно; + заметно и 0 незаметно.

Таким образом, при определении сосущей силы у растений с низким ее значением необходимо для обнаружения видимости струйки, чтобы клетки растения поглотили из раствора или выделили в раствор сравнительно большой объем воды. Для растений с высокой сосущей силой, чтобы струйки стали видимыми, этот объем должен быть значительно меньшим, так как клетки будут погружены соответственно в более крепкий раствор.

При медленном процессе обмена водой между клетками и раствором струйки не будут заметны, так как необходимая для видимости их разность концентраций может возникнуть только через длительный срок. Кроме того, при замедленном обмене водой будет происходить выравнивание различия концентраций за счет диффузии.

Все сказанное относится к видимости струек, т. е. к легкости их обнаружения глазом. В отношении наблюдения за направлением движения струек необходимо отметить, что обнаружение его зависит от знака разницы в концентрации испытуемых растворов (+ или — — Δ C). При перенесении более концентрированного раствора в слабый (+Δ C), когда струйки направляются вниз, движение их легче проследить, чем при обратном случае (—Δ C), когда струйки направляются вверх. Это до некоторой степени устраняется, если трубку с раствором держать не вертикально, а наклонно, как это рекомендует Арциховский для погружаемых органов растения. Тогда струйки направляются вверх не по стенкам трубки, где их трудно заметить, а в некотором отдалении от трубки. Возможность ясного определения направления движения струек лежит при несколько больших разницах в концентрации, чем определение их видимости.

Было также испытано влияние внутреннего диаметра трубок на легкость определения видимости и направления движения струек. Трубки испытывались с просветом от 2.0 до 1.5 мм, от 1.0 до 0.8 мм и от 0.3 до 0.2 мм. Из табл. 2, где приведены данные этих испытаний, видно, что большого влияния на степень видимости струек диаметр трубок не имеет. Однако при больших концентрациях растворов (2.0—1.0 мол.) направление движения струек труднее установить при применении трубок с малым диаметром (0.3—0.2 мм). Это объясняется значительным замедлением скорости передвижения раствора, вытекающего в сосуд из трубочки. При относительно большей вязкости концентрированных растворов (по закону Гагена-Паузеля) скорость истечения из трубок с малым диаметром прямо пропорциональна четвертой степени их радиуса. Струйки, вытекающие из трубок в сосуд в первое время, т. е. в момент наблюдения, сохраняют диаметр трубки, и скорость движения их вверх или вниз будет замедлена по тем же причинам, что и скорость течения в трубке. Перемена направления движения (в трубке вниз, по истечению вверх) при перенесении слабого раствора в крепкий (—Δ C) также сказывается на скорости передвижения струйки и на определении направления в сторону уменьшения. Отсюда вытекает необходимость возможно медленного выпускания раствора из трубки.

Лучшие результаты получаются при применении трубок с внутренним диаметром в 1.0—0.8 мм. Употребление более узких трубок для крепких растворов нецелесообразно.

Сосуды с плоско-параллельными стенками, в которых производилось испытание чувствительности метода, изготовленные по Арциховскому с внесением некоторых изменений (фиг. 2), при массовом определении сосущей силы имеют ряд неудобств, как то: необходимость изготовления их в большем количестве, частое отставание стекол от пластелина или воска, трудность очистки и невозможность закрывания для предохранения растворов от испарения.

Это вызвало необходимость испытания чувствительности метода при применении обыкновенных пробирок, перерезанных для удобства пополам. Результаты испытания показали, что чувствительность метода при этой замене несколько уменьшается. Это вытекает из сравнения данных табл. 2 с данными табл. 3, где помещены результаты испытания чувствительности в пробирках. Понижение чувствительности объясняется главным образом неравномерностью толщины стенок пробирок и искажением изображения экрана (окна) благодаря цилиндрической поверхности.

Таблица 3

№ п/п.	Концентрация сравниваемых растворов сахара, в мол.	Разница в концентрации сравнив. растворов в долях молярности[1] ±ΔC	Оценка видимости к легкости обнаружения движения струек	
			видимость струйки	направление движения
1	1.000; 0.997; 0.995 мол.	+ 0.002	0	0
2	Те же	+ 0.003	+	+
3	»	+ 00.05	++	++
4	»	— 0.002	0	0
5	»	— 0.003	+	0
6	»	— 0.005	++	+
7	0.200; 0.197; 0.95 мол.	+ 0.002	0	0
8	Те же	+ 0.003	+	0
9	»	+ 0.005	++	+
10	»	— 0.002	0	0
11	»	— 0.003	0	0
12	»	— 0.005	+	+

Таким образом, чувствительность метода струек высока. Им могут быть подмечены разницы в концентрациях в 0.003—0.004 молярности, т. е. примерно такие же, как обнаруживаемые рефрактометром Аббе.

Это заставляет искать способы устранения недостатков метода Арциховского, ограничивающих его применение. Суммируя сказанное о них выше, мы видим, что для возможности применения метода во всех случаях необходимо избежать затруднений, вызываемых медленностью процесса обмена водой между раствором сахара и помещенными в нем растительными клетками. Это легко устранимо, если производить наблюдение за появлением струек не тотчас после погружения тканей в раствор, как предполагает Арциховский, а дать возможность происходить обмену более длительный срок. Чтобы избежать выравнивания концентраций за счет диффузии, необходимо отделить процесс обмена от момента сравнения вызванных им изменений в концентрации раствора.

Для этого кусочки тканей или органов растения помещаются в небольшой (0.5—0.4 см³) объем раствора сахара, налитого в пробирку (удобны центрофужные), и оставляются там на 30—40 мин. За это время для большинства объектов изменения в концентрации раствора, вызванные обменом воды, будут достаточны для их обнаружения. После того, как и при вышеописанном испытании чувствительности метода, раствор, где находились растительные ткани, набирается в трубку. Последняя погружается в сосуд для наблюдения струек, куда предварительно наливается тот же раствор, что и в пробирке, где помещались ткани.

Из трубки медленно и осторожно часть раствора выпускается в сосуд. Так как благодаря обмену водой между тканями и раствором концентрация раствора в пробирке изменена, то истечение его из трубки в сосуд становится видимым для глаза. Направление движения

[1] Примечания к табл. 2

вытекающего раствора вверх или вниз укажет на уменьшение или увеличение концентрации раствора, т. е. на направление обмена водой между клетками и раствором (фиг. 1). Помещая кусочки тканей в ряд растворов различной концентрации и производя указанные выше наблюдения, всегда можно будет найти две такие концентрации, при которых меняется направление движения струйки. Очевидно, что величина сосущей силы клеток будет находиться в пределах этих концентраций и приближенно равняться их среднему арифметическому.

Градации в концентрации применяемых растворов могут быть всегда сужены для более точного определения сосущей силы.

От соотношения между объемом раствора в пробирке и количеством погруженных в него тканей зависит степень изменения концентрации, вызванная обменом воды. Чем меньший объем раствора будет взят при одинаковых количествах ткани, тем изменения будут резче. Направление процесса обмена, по которому судят о величине сосущей силы вообще, не зависит от соотношения между количеством ткани и обменом раствора. Однако, при слишком малом объеме раствора и большом количестве тканей возможно возникновение погрешности за счет содержимого пораненных клеток объекта.

На этом обстоятельстве, могущем ограничить или устранить применимость метода, следует остановиться подробнее.

Изменение в концентрации раствора за счет содержимого пораненных клеток может повести к двум следствиям: во-первых, мы уже в самом начале, еще до наступления обмена, будем иметь раствор не с известной заданной концентрацией, а с некоторой измененной, и при вычислении сосущей силы допустим ошибку. Но кроме этого, что важнее, ошибка в определении может возникнуть еще и потому, что содержимое пораненных клеток, поступая в раствор, будет накладываться на изменение концентрации, вызванное обменом воды; или вызовет изменение там, где обмен между клетками и раствором отсутствует, благодаря равенству осмотического давления раствора и сосущей силы клеток.

Невозможно с количественной стороны предусмотреть величину вносимой этими двумя моментами ошибки. Трудно учесть и характер наложения их друг на друга. Поэтому для выяснения вопроса о существенности ошибок и сопоставления их с точностью определения, необходимо обратиться к опыту. Если изменение, вносимое обогащением раствора содержимым пораненных клеток, велико и превышает точность нашего определения, то в зависимости от соотношения количества клеток и объема раствора найденная для каждого соотношения сосущая сила будет различной. Если же последнего не произойдет, то ошибки, вносимые указанным обстоятельством, не существенны, и ими можно пренебречь. Для решения этого вопроса были проведены опыты в следующей постановке. В серии пробирок с растворами сахара определенной концентрации вносилось различное количество однородных и равных по величине отрезков ткани различных органов. Спустя 30 мин. после погружения тканей в каждой серии пробирок производилось определение сосущей силы. Результаты опытов приведены в табл. 4.

Возможна и другая постановка опыта для выяснения значимости указанных выше ошибок, основанная на следующем. Изменение концентрации раствора сахара за счет содержимого перерезанных клеток должно произойти почти тотчас же после погружения тканей в раствор, в особенности при энергичном взбалтывании раствора с тканями. Изменение же концентрации за счет обмена водой между

Таблица 4

№	Объект и количество кусочков ткани	Концентрация растворов сахара в мол. и направление движения струек							Сосущая сила		Примечание
		0.50	0.45	0.40	0.35	0.30	0.25	0.20	в молях	в атмосфер.	
	Семядольные листья проростков хлопчатника, имевших только семядольные листья										Кружочки высекались пробочным сверлом диаметром 7 мм, сырой вес их в среднем 8,7 мг. Наблюдение за движением струек производилось спустя 30 мин. после погружения кружочков в растворы
1	В пробирки погружено по два кружочка . .	—	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	
2	То же по 4 кружочка	—	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	
3	» » 6 кружочков	—	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	
4	» » 8 »	—	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	
	Повторение того же опыта с тем же объектом										
5	В пробирку погружено: 2 кружочка	—	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	
	4 »	—	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	
	8 »	—	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	

клетками ткани и раствором требует некоторого промежутка времени. Благодаря этому эти две величины изменения концентрации могут быть изучены раздельно во времени. Это дает возможность сопоставления их по отношению к показателям чувствительности метода. Подробный опыт был проведен следующим образом: в пробирки с растворами сахара погружались кусочки тканей растений. После энергичного встряхивания в течение полминуты после погружения, бралась проба раствора трубочкой и производилось сравнение концентраций, как уже описывалось. При отсутствии изменений в концентрации раствора, превосходящих чувствительность метода, струйки не должны направляться вверх или вниз, но оставаться на месте истечения из трубки в виде облачка. Видимость струек в некоторых случаях может быть обнаружена благодаря мельчайшим взвешенным в растворе частичкам, но она при отсутствии движения струек не указывает на изменение концентрации. Это первое сравнение концентраций после кратковременного пребывания кусочков ткани в растворе было дополнено вторым, спустя тридцать минут после начала опыта. Последним сравнением учитывается изменение концентрации за счет обмена водой. В пробирки вносилось различное количество кусочков растительных тканей или органов. Результаты приведены в табл. 5.

Результаты опытов (табл. 4 и 5) приводят к следующим заключениям: 1) При помещении в пробирку малого, но достаточного для обнаружения движения струек количества тканей, ошибка в определении величины сосущей силы за счет содержимого пораненных клеток не выходит за пределы чувствительности и точности метода, и, следовательно, ею можно пренебречь.

2) Увеличение количества тканей для некоторых объектов (стебли хлопчатника и люцерны) может привести к изменению величины сосущей силы. Для указанных объектов она при увеличении количества отрезков органа в 4 раза не превышала 0.05 мол., т. е. 1.2 атмосферы.

Отсюда вытекает, что при определении сосущей силы по описы-

Таблица 5

№	Объект и количество кусочков тканей	Время от погружения в раствор до сравнен. концентр.	Концентрации растворов сахара в мол., видимость и направление движения струек						Сосущая сила клеток		Примечание
			0.70	0.60	0.50	0.45	0.40	0.35	в молярности	в атмосферн.	
	Семядольные листья хлопчатника, имевшего два настоящих листа										
1	В пробирки погружено 2 кружечка	0.5 мин.	—	0	0	0	0	0	—	—	См. примечание к таблице 4. Хлопок выращен в вегетац. сосуд.
		30.0 »	—	—	—	0	—	—	0.45	10.1	
	Стебли того же хлопчатника										
2	В пробирки погружено 2 отрезка	0.5 мин.	—	0	0	0	0	0	—	—	Отрезки стебля по 2 мм длиной из средней части стебля
		30.0 »	—	—	—	—	0	—	0.40	8.95	
3	В пробирки погружено по 8 отрезков	0.5 мин.	—	0	0	0	0	0	—	—	То же
		30.0 »	—	—	—	—	—	—	0.37	8.30	
	Стебли люцерны										
4	В пробирки погружено по 2 отрезка	0.5 мин.	—	0	0	0	0	—	—	—	»
		30.0 »	—	—	0	—	—	—	0.50	11.2	
5	В пробирки погружено по 8 отрезков	0.5 мин.	0	0	—	—	—	—	—	—	»
		30.0 »	—	—	—	—	—	—	0.55	12.3	

ваемому методу не следует брать слишком большого количества тканей. При необходимости же брать их в большем количестве для получения лучшей средней пробы, надо соответственно увеличивать объем раствора сахара, в который погружаются ткани. Необходимое и достаточное количество ткани, а также предельное, при котором уже возникает ошибка, должно быть для каждого объекта найдено предварительным опытом. Для исследуемых объектов вполне достаточно брать по два отрезка указанных в табл. 4 и 5 размеров на 0.5 см³ раствора. Необходимо стремиться возможно меньше повреждать исследуемый объект, сводя к минимуму поверхность срезов, брать более крупные отрезки органов и применять острые инструменты.

В таком виде метод применим для большинства объектов. Он испробован, кроме указанных в таблицах объектов, еще для корней проростков хлопчатника, листьев люцерны и коровой паренхимы корня моркови.

Чувствительность метода может быть еще повышена путем слабого подкрашивания раствора сахара, в который помещаются кусочки тканей. Этим облегчается наблюдение за движением струек.

Чтобы краска не оказала влияния на обмен водой между раствором и клетками, подкрашивание производится по истечении времени,

отведенного для обмена,— непосредственно перед сравнением концентраций. Подкрашивание достигается опусканием в пробирку с раствором и тканями нескольких кристалликов сухой краски с кончика оттянутой в волосок стеклянной палочки. Подкрашивание должно быть слабым.

Было произведено сравнительное испытание чувствительности метода с подкрашиванием и без него. Результаты приведены в табл. 6. Испытание производилось в пробирках.

Таблица 6

№	Концентрации сравниваемых растворов сахара в мол.	Разница в концентрац. сравнив. раствор. в долях молярности ± Δ C	Оценка видимости и легкости обнаружения и движения струек			
			без прибавления краски		с прибавлением краски	
			видим. струек	направл. движен.	видим. струек	направл. движен.
1	1.000; 0.997; 0.995	+0.002	0	0	+++	++
2	То же	+0.003	+	+	+++	+++
3	»	+0.005	++	++	+++	+++
4	»	—0.002	0	0	+++	+++
5	»	—0.003	+	0	+++	++
6	»	—0.005	++	+	+++	+++
7	0.200; 0.197; 0.195	+0.002	0	0	+++	++
8	То же	+0.003	+	0	+++	+++
9	»	+0.005	++	+	+++	+++
10	»	—0.002	0	0	++	+
11	»	—0.003	0	0	+++	++
12	»	—0.005	++	+	+++	+++

Примечание. Тремя крестиками обозначена очень хорошая видимость, см. также примечание к табл. 1.

Как видно из табл. 6, чувствительность метода при подкрашивании сильно увеличивается в отношении видимости струек, благодаря чему легче становится и определение направления их движения.

Направление движения струек не изменяется при подкрашивании, и это очень важно, так как в противном случае применение подкрашивания было бы недопустимым.

Неизменяемость направления движения струек обусловлена соотношением величин изменения в удельном весе раствора, вызываемым, с одной стороны, обменом воды между раствором и тканями, а с другой — за счет прибавления краски. Эти изменения могут быть вычислены. Результаты вычисления приведены в табл. 7.

Из данных, приведенных в табл. 7, вытекает, что для того, чтобы направление движения струйки не было изменено прибавлением краски, необходимо слабое подкрашивание. Допустимая концентрация краски зависит как от крепости подкрашиваемого раствора сахара, так и от степени изменения его концентрации. Так, для слабых растворов (0.2—0.1 мол.) и изменения концентрации на 0.001 мол., что является верхним пределом чувствительности метода, концентрация краски должна быть слабее чем 1 : 100 000. При изменении тех же растворов на 0.003 мол.— чувствительности, практически вполне достаточной, концентрация краски может быть равной 1 : 50 000. Для более крепких растворов подкрашивание может быть более сильным.

Таблица 7

Концентрации растворов сахарозы		Удельн. вес растворов	Изменение в удельном весе раствора ($\times 10^{-5}$), вызываемое изменением концентрации на:			Изменение в удельном весе раствора ($\times 10^{-5}$), вызываемое прибавлением сухой краски до концентрации:		
мол.	весовые %		0.001 мол.	0.003 мол.	0.005 мол.	1 : 10 000	1 : 50 000	1 : 100 000
2.0	54.9	1.25 186	25	75	125	10	2	1
1.0	30.2	1.12 689	13	37	62	10	2	1
0.5	16.05	1.06 345	6	18	30	10	2	1
0.2	6.66	1.02 587	3	9	15	10	2	1
0.1	3.83	1.01 386	1	3	5	10	2	1

Как показал опыт, вполне достаточно для улучшения видимости струек получать в пробирках с тканями концентрацию краски, приблизительно равную 1 : 64 000. С этой концентрацией и производилось испытание, результаты которого приведены в табл. 6.

Из испытанных красок — метиленовой синей, нейтральной красной и эозина — лучшие результаты получены с первой из них.

При подкрашивании раствора сахара необходимо стремиться получить приблизительно равную интенсивность окраски во всех пробирках сравниваемого ряда. Для этой цели рядом с пробирками, которые подкрашиваются, полезно поставить пробирку-эталон с раствором, краски определенной (1 : 64 000) концентрации.

Равенство окраски в пробирках может быть получено и автоматически, если подкраску производить слабо растворимой в воде краской. Вполне пригодным для этой цели оказался растворимый в спирту нигрозин. В водных растворах он дает слабо розовую окраску постоянной интенсивности, так как образуются насыщенные его растворы. Так как спирто-растворимый нигрозин плохо смачивается водой, то при подкрашивании необходимо энергичное взбалтывание пробирок.

Метод был сопоставлен с наиболее распространенным и доступным упрощенным методом Уршпрунга и Блюма (7). Результаты сопоставления, приведенные в табл. 8, показывают, что расхождения между методами в пределах испытанных градаций в концентрациях применяемых растворов сахара (от 0.1 до 0.05 мол.) не наблюдается. Это доказывает применимость метода.

Таким образом, благодаря введенным изменениям в методику Арциховского, получен метод для быстрого определения сосущей силы, пригодный для большинства объектов. В этом отношении он значительно универсальнее не только оригинального метода Арциховского, но и наиболее распространенного упрощенного метода Уршпрунга и Блюма (7). По сравнению с последним он значительно проще и доступнее; точность его не ниже. Следует отметить, что разработанный метод неприменим для измерения сосущей силы единичных клеток, что может быть сделано при помощи первоначального метода Уршпрунга и Блюма, но это требуется в сравнительно редких случаях.

В заключение приведем некоторые технические указания для применения метода.

1. Растворы сахара различной концентрации с желаемой между ними градацией (0.1—0.05 мол.).

2. Запас пробирок (20—30 штук) для помещения растительных объектов в небольшие объемы раствора сахара. Удобно иметь центрофужные пробирки или перерезанные пополам обыкновенные.

Таблица 8

21. V. 1937 темп. 20° С, трехкратная повторность

Объект и метод	Концентрация растворов сахарозы в мол.									Сосущая сила	
	0.67	0.57	0.48	0.38	0.34	0.32	0.24	0.19	0.14	в мол.	в атмосферах
Коровая паренхима корня моркови											
1. Метод струек (стрелки показывают направление движения струек)											
Предварительное определение	↑	—	—	—	↑	—	—	—	↓	—	—
Окончательное	—	—			↑	↑	↑	↓	↓	0.21	4.82
2. Упрощенный метод Уршпрунга и Блюма											
Объект тот же (+ увеличение, — уменьшение длины кусочков ткани)					—	—		+	+	0.21	4.82

3. Запас стеклянных трубок (по числу пробирок) с оплавленными концами, длиной 10—12 см с внутренним диаметром около 1 мм.

4. Сосуды для наблюдения за струйками. Легче всего производить наблюдения за струйками в сосудах, рекомендованных Арциховским (фиг. 2).

Но при массовом определении сосущей силы ввиду уже указанных выше (стр. 1307) неудобств от них приходится отказываться и производить сравнение концентраций в таких же пробирках, как и для помещения тканей. Необходимо только отбирать пробирки из хорошего стекла без полосатости и неравномерности стенок. Иметь их нужно в том же количестве, как и пробирки для помещения тканей.

Вся указанная посуда и стеклянные трубки перед употреблением тщательно моются и сушатся.

Пробирки с хорошо подобранными к ним пробками размещаются в двухярусном штативе. В верхний ярус вставляются пробирки для помещения тканей, в нижний — для обнаружения струек. В пробирки наливаются растворы сахара таких концентраций, в пределах которых ожидается нахождение сосущей силы испытуемого объекта. Это может быть установлено предварительным опытом. В соответственные парные пробирки верхнего и нижнего ярусов наливается раствор одной и той же концентрации. В верхние пробирки наливается по 0.5—0.4 см³, в нижние 6—8 см³. По мере наполнения растворами пробирки закрываются пробками.

Когда пробирки с растворами готовы, в верхние из них погружаются кусочки тканей исследуемого объекта (о количестве ткани см. выше). В течение 25—30 мин. для большинства объектов между клетками тканей и раствором произойдет обмен водой, достаточный для обнаружения его направления по движению струек. В течение указанного промежутка времени пробирки с тканями необходимо несколько раз (2—3) взбалтывать.

После того из пробирок с тканями стеклянной трубкой берется

проба раствора. В трубку набирается такое количество раствора, чтобы столбик жидкости был высотой в 3—4 см. Это легко достигается путем наклонения пробирки с погруженной в нее трубкой. Манипулируя трубкой, как пипеткой, ее быстро погружают в соответствующую пробирку нижнего яруса для обнаружения изменений в концентрации, вызванных обменом воды. Часть раствора из трубки медленно выпускается в пробирку. Для этого уровень жидкости в трубке должен быть выше, чем в пробирке. Производя наблюдения во всех пробирках данного ряда, находят величину сосущей силы тканей объекта. Она приблизительно равняется среднему арифметическому из концентрации растворов, при которых происходит изменение направления движения, или концентрации (осмотическому давлению) того раствора, где струйка не имеет движения вверх или вниз.

Если производят определение с подкрашиванием раствора, что значительно облегчает наблюдение, то в пробирку с тканями перед взятием пробы трубкой опускают несколько кристальцев сухой краски. Краску вносить осторожно, минимальными порциями, производя сравнение с интенсивностью окраски в пробирке с определенной концентрацией (1 : 64 000). Пользование растворимым в спирту нигрозином особенных предосторожностей при подкрашивании не требует.

Летом при большой сухости воздуха работать надо быстро, не оставляя пробирок открытыми на больший срок, чем это необходимо. Кроме того, при погружении трубки с раствором в пробирку для наблюдения струек необходимо спустить первую порцию жидкости, не обращая внимания на направление движения струек; затем, отведя трубку немного в сторону, следить за поведением следующих порций жидкости. Это необходимо делать для того, чтобы избежать ошибочных заключений, вызванных испарением воды с поверхности жидкости в трубке при ее перенесении из одной пробирки в другую.

Лаборатория физиологии растений
Центральной селекционной станции
Союз НИХИ.

Поступило
4. VIII. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Арциховский В. М. и Осипова А. П., Саксаул, определение его возраста и его физиологические особенности, Советская ботаника, 2, 1934.
[2] Вальтер О. И. и Пиневич Л. М., Краткий практический курс физиологии растений, 1931.
[3] Киселева Н. Н. и Осипова А. П., Водный режим хондриллы и некоторых других растений песков, Известия Академии Наук СССР, 7, 1934.
[4] Костычев С. П., Физиология растений, ч. II., 1933.
[5] Максимов Н. А., Физиологические основы засухоустойчивости растений, 1926.
[6] Arcichowsky und Osipova, Saugkraftmessungen nach Schlierenmethode, Planta, 1931.
[7] Ursprung A. und Blum G., Zur Kenntnis der Saugkraft. V. Berichte d. deutsch. botan. Gesell., B. XXXIX, H. 4, 1921.
[8] Walter H., Wasserhaushalt der Pflanzen in quantitativen Betrachtung, 1925.

V. S. SHARDAKOV. DETERMINATION OF SUCKING FORCE OF VEGETAL TISSUES BY THE METHOD OF STREAMLETS (SMALL JETS)

A very simple method of determining the sucking power of vegetable tissues was suggested in 1931 by Arcichowsky ([1, 6]). The method is founded on the fact that when part of a plant is immersed into a sugar solution there immmediately appear, next to the cut of the plant, small jets directed upwards or downwards. The rise of the small jets is occasioned by the change in the concentration of the solution at the cost

of the water exchange between the plant cell and the solution. The change of concentration is accompanied by an alteration of the index of refraction of the solution; owing to this, the small jets become visible to the eye. The change of specific weight induces them to movement. The movement of the small jets upwards shows that the cells return (give back) water to the solution, *i. e.*, the sucking power of the cells is less than the osmotic pressure of the solution; the movement downwards indicates the opposite correlation of these values (fig. 1).

It is a pity that Arcihovski's method proved to be applicable only for a limited number of objects, as it is only possible to notice the small jets when into the sugar solutions are immersed parts of plants with a high sucking force ([1, 3]). For other plants: cotton, alphalfa, grami neous,— the method was found to be unapplicable, as the small jets do notappear.

Taking into account the simplicity of the method and the correctness of its grounding in principle, it was necessary to somewhat alter it, and set aside the defects of Arcihovski's original methodics.

First of all was determined the sensibility of the method (Tables 2 and 3). It was found to be rather high,—the small jets appear and their movement may be studied with a difference of hundredths of parts of molarity of the sugar solution being compared. The sensibility of the method may be raised still more by means of a weak tinting of the solutions being compared (Table 6).

As the limitations of the possibility to apply Arcihovski's method is chiefly conditioned by the slowness of the water exchange between the solution and the cells, therefore, in order to avoid this limitation it is necessary to divide in time the process of exchange from the moment of comparing the concentrations. For this, the little bits of vegetable tissues are placed in a small volume (0.4—1.0 cub. cent.) of sugar solution of a definite concentration. After 20—30 minutes, a sample of this solution is then taken with a thin glass tube, as with a pipette, and is further transported into a test tube together with a solution of the same concentration as that into which the tissues were immersed. In the presence of a difference in the sucking power of the cells and of the osmotic pressure, which shall occasion a shifting of water between the cells and the solution, the concentration of the sample taken will be changed; owing to this the solution will be let out of the glass tube into the testing tube-small jets shall form; the direction of their movement shall indicate the correlation between the sucking force of the cells and the osmotic pressure of the correlation. By making tests in a number of solutions it is possible to determine with a desired precision the sucking force of the concentrations of two adjacent (contiguous) solutions, at which the change of direction of the movement of the jets shall occur.

The possible errors in the methodics of determination, arising owing to the enrichment of the solution by the sugar contained in the wounded cells, were also studied. It was found that with a proper correlation between the amount of tissue and of the volume of the solution, which should be determined for each object by preliminary experiment,—the value of these errors lies beyond the exactness of the method, *i. e.*, they are negligeable.

Comparison of the values of the sucking force determined by the method described, and by Ursprung and Blum's simplified method, has shown their coincidence.

In the aspect suggested the method is universal and may be used in solving questions of plant physiology and ecology.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

A. G. GINEZINSKY and N. J. MICHELSON

THE EFFECT OF ESERINE ON THE SKELETAL MUSCLES OF THE FROG

(Contributed by M. A. of S. U. S. S. R. L. A. Orbeli*)*

Samoilov ([24]) was the first to raise the problem of the humoral transmission of an impulse in a motor somatic nerve ending.

In 1924, having investigated the temperature coefficient of the rate of conduction in the motor somatic nerve endings, he came to the supposition that the real mechanism of conduction of an impulse from the nerve fibre to the muscular fibres is that «one cell omits some unknown substance and this substance acts as the exciting agent for the other cell».

Nowadays it is believed that this substance is acetylcholine or, as it is usually expressed for the sake of being more cautious, an acetylcholine-like substance.

In 1923 Hess ([17]) showed that in the venous effluent of a frog muscle which had been tetanized a substance similar to acetylcholine appears. At first this fact led to the supposition that a skeletal muscle is innervated by parasympathetic fibres carrying out a tonic function. But the works of Dale and his co-workers have established that the fact observed by Hess cannot be considered to prove the presence of the parasympathetic innervation [Dale ([9]), Dale and Gasser ([14])]. In a number of investigations carried out in Dale's laboratories it was established beyond doubt that liberation of acetylcholine-like substances takes place also in the motor nerve endings [Dale and Feldberg ([11]), Dale and others ([13])]. After these works it became very probable that a somatic impulse is, as well as an impulse in autonomic nerves, transmitted by some chemical substance of the acetylcholine type.

However in order to make the hypothesis of the humoral transmission of a motor impulse as probable as it is in the case of stimulation of the vagus nerve it was necessary:

1) To reproduce by means of ACh. in a skeletal muscle the effect of a nerve impulse and

2) to show that eserine changes the effect of the nerve excitation and namely in such a way as it is to be expected in case of stabilization of the humoral transmitter.

The original observations on ACh. effects on a skeletal muscle of the vertebrata gave results contradicting Dale's supposition of the humoral nature of a somatic impulse. It was known that ACh. easily causes the

contracture in some muscles of the cold-blooded and in the denervated muscles of the warm-blooded animals. Notwithstanding this the contraction produced by ACh. in these cases considerably differs from that produced by a nerve impulse. Normally innervated muscles of warm-blooded animals were generally regarded as being insensitive to ACh. However, Feldberg ([15]) and Simonart and Simonart ([25]) had established that when great doses of ACh. are introduced intraarterially it was possible to obtain a contraction even in the normal muscles of a warm-blooded animal. Soon after that Brown, Dale and Feldberg (4) could under special conditions of experiment obtain, on an innervated muscle of a warm-blooded animal, a contraction produced by ACh. and very similar to a normal twitch. ACh. concentration which brought about this effect was of the same order as the quantity of mediator liberated in the motor nerve endings. According to these authors: «If clear evidence had been earlier available of this type of reaction of a mammalian muscle to ACh., we believe that the action of latter as chemical transmitter would have presented itself as a possibility even before there was evidence of its release». Thus very convincing experimental data tending to prove the humoral nature of the transmission of impulse from the nerve to the skeletal muscle have been obtained recently. These experiments are especially convincing in so far as the liberation of ACh., and the reproduction by means of ACh. of a normal contraction in the muscles of warm-blooded animals are concerned.

As to the specific eserine effect, it has been impossible to demonstrate it in its simplest form, namely in increasing and prolonging of the effect of a nerve impulse. In the work of Brown, Dale and Feldberg it was shown that eserine treatment of muscles of a warm-blooded animal has a peculiar influence on the response to a single stimulus, namely this response is transformed into a short tetanus. The authors considered this effect to be the consequence of inactivation of esterase in the motor nerve endings.

Briscoe ([1], [2]) and Cowan ([6], [7], [8]) have found even earlier that eserine poisoning of the muscles brings about the development of Wedensky inhibition which in this case occurs at lower rhythm than in normal conditions. This effect is also considered to be the result of inactivation of the choline esterase of the muscle.

Although these data may be regarded as an argument confirming the ACh. nature of the somatic mediator yet this may be done only if an additional hypothesis is introduced, namely the hypothesis of the complex reaction of the somatic nerve endings to the excess of mediator. There is particularly much doubt concerning the question of the specific eserine effect on the muscles of the cold-blooded animals. Kruta ([21]) has tried to detect the effect but the results proved to be negative.

ACh. seems to be the mediator in motor nerve ending as well as in parasympathetically innervated organs. However, distinctly different effects of eserine treatment are observed in these cases. It seems that this fact may be in the simplest and most natural way explained by the peculiarities of the structure of the corresponding nerve endings.

An investigation of the peculiarities of the reaction to eserine may from this point of view give some data for the characteristic of the nerve ending in question. Indeed this characteristic may represent a definite degree of specialization of the contractile tissue. Having in view all the above considerations and taking them as a starting point, we undertook an investigatation of the eserine effect on the conduction of the nerve impulse in different muscles of a frog.

Methods

The muscle was connected to a light lever, the axis of which had been carefully centered. The movements of the shadow of this lever were optically recorded by means of a photo-kymograph. In examining the photograms thus obtained it is necessary to bear in mind that, due to the characteristics of the process under investigation, the speed of rotation of the drum had to be adjusted to such a low value that no rapid movement of the lever could be recorded on the photographic paper. The tetanic contraction itself did not leave any traces and only those slow displacements of the lever were registered which took place after the stimulation had been stopped, that is which took place during the period of the after-effect. The shortening of the muscle was recorded by this system with a 10—12-fold magnification. The lever was loaded with a small weight which exerted on the muscle the force of 10 g for the *m. gastrocnemius* and 5 g for *m. sartorius* and *m. rectus abdominis*. In all these cases indirect stimulation was used.

The nerve was stimulated by means of induction current rectified by a cathode valve. The primary circuit of the coil was interrupted at the rhythm varying in the range from 5—200 per second. For this purpose Bernstein's spring interrupter shunted by a condenser was employed. The circuit of the secondary coil was short-circuited in parallel to the electrodes by a relay operated by a synchronous motor. The interrupter in the primary circuit was working during all the time of the experiment but the stimulation of the nerve occurred only during the period when the synchronous motor disconnected the relay. This period was equal to 0.5 seconds. The stimulation was effected by super-maximal current. First of all was determined the distance between the two coils at which the muscles gave a maximum contraction and after that the coils were brought some 4 or 5 cm nearer together. A sufficient stimulating current is a condition necessary for the production of the phenomenon to be described below. The poisoning of the muscle was effected by immersing the preparation into the solution of eserine. For *m. gastrocnemius* 1 : 10 000 — 1 : 20 000 eserine solution (*eserinum salycilicum*) was used. The muscle was kept in this solution for 2—3 hours. For *m. sartorius* and for *m. rectus abdominis* eserine was used in concentrations from 1 : 10 000 to 1 : 40 000. The time of poisoning of these muscles is from 40 minutes to one hour and 30 minutes.

I. The effect of eserine on *m. gastrnocemius*

Experimental data

If a photographic record of a half-second tetanus produced by a stimulation at the rhythm of 100 per second is taken by the method described above, then the contraction of a normal non-poisoned *m. gastrocnemius* gives the curve represented in Fig. 1. After the stimulation is stopped, ordinary residual shortening is observed in the muscle. One second after the stimulation had been stopped the relaxation of the muscle still continued, but it was so slow that the movement of the lever was already traced in recording. In 5 seconds the rate of relaxation becomes so small that the shadow of the lever is photographed without any distortion. In 15 seconds the residual shortening is equal only to 5 mm with the 12-fold magnification given by the recording system. At this moment three stimulations at the rhythm of 5 per second and continuing 0,5 second each are applied. These stimulations are

separated from each other by an interval of 5 seconds. These stimulations do not in any way affect the relaxation curve. The shadow of the lever continues slowly to approach its original position.

If in the same conditions the contraction of *m. gastrocnemius* poisoned by eserine is recorded, the photogram of the tetanus takes quite a different shape (Fig. 2). Immediately after the stimulation is stopped the relaxation of the muscle takes place. The rate of this relaxation is so great that no record is obtained on the photographic paper at the given speed of rotation of the drum. However, the relaxation of the muscle does not bring

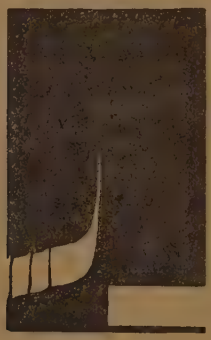


Fig. 1. Фиг. 1

Fig. 2. Фиг. 2

Fig. 1. Contraction of a non-poisoned m. gastrocnemius recorded on a slowly rotating photokymograph drum. Stimulation during 0.5 seconds by the induction current at the frequency 100 per second. The contraction during the stimulation period is not seen. Only the after-effect is recorded. During the after effect period a stimulation at the rhythm of 5 per second is applied three times. The intervals between the stimulation at a low rhythm are equal to 5 seconds.

To be read from right to left. Magnification 12-fold. The load on the muscle 10 grams

Фиг. 1. Регистрация сокращения неотравленного m. gastrocnemius при медленном вращении фотокимографа. Раздражение в течение 0,5 сек. индукционным током частотой в 100 сек. Сокращение во время периода раздражения не видно. Регистрируется только остаточная контрактура. В период остаточной контрактуры 3 раза нанесено раздражение в ритме 5 в сек. Интервал между раздражениями в редком ритме 5 сек.

Читать справа налево. Увеличение 12 раз. Нагрузка на мышцу 10 г

Fig. 2. The contraction of an eserine poisoned m. gastrocnemius. The notation, the conditions of stimulation and of recording are the same as in fig. 1

Фиг. 2. Регистрация сокращения отравленного эзерином m. gastrocnemius. Условия раздражения, регистрации и обозначения те же, что на фиг. 1

it to its original state; the lever stops at a constant level at the distance of 26 mm from its original position and this level remains without any changes during the following 15 seconds. After a half-second stimulation at the rhythm of 5 per second an instantaneous relaxation of the muscle is observed. Two subsequent stimulations at a low frequency bring the lever back to its original position.

When a non-poisoned muscle is subjected to a series of 10 half-second stimulations at the rhythm of 100 per second, an ordinary contracture is developed. This contracture which usually takes place in these stimulation conditions (Fig. 3) is increased with every new tetanus. After the stimulation is stopped the relaxation goes on in the

same way as after one tetanus, the only difference being that the level of contracture proves to be considerably higher. Tetanization at the rhythm of 5 per second does not in any way affect the relaxation curve. But entirely different results are obtained in an experiment under the same conditions with a muscle poisoned by eserine. The poisoned muscle reaches the constant level of contracture already at the very first stimulation. (The tenth tetanus begins from the same level as the second). At the same time the shortening remaining, after the stimulation is stopped, stays for a very long time. The muscle maintains this residual shortening without any changes during a whole minute and only at the sixtieth second a slight indication of the beginning of the relaxation is observed. In 80 seconds after stopping the stimulation the relaxation of the muscle equals only 1 mm with the 12-fold magnification given by the recording system. The tetanus at the rhythm of 5 per second at once brings the lever back to its original position (Fig. 4).

Fig. 3. The development of a contracture in a non-poisoned *m. gastrocnemius*. The nerve is stimulated 10 times by half-second tetanizing current at the rhythm of 100 per second. The interval between the stimulations is 5 seconds. During the after-effect period 5 stimulations at the rhythm of 5 per second are applied.

Conditions of experiment thesame as in fig. 1

Фиг. 3. Развитие контрактуры в неотравленном *m. gastrocnemius*. Нерв раздражается 10 раз полусекундными тетанизирующими токами в ритме 100 в сек. Интервал между тетанусом 5 сек. В период остаточной контрактуры нанесено 5 раздражений в ритме в 5 сек.

Условия опыта на фиг. 1

Three points are to be explained in the phenomenon produced by eserine on the skeletal muscle, namely:

1) The appearance of the stable component of the contraction remaining for a long time after the period of stimulation.

2) The loss of ability to sum the contracture when a series of stimulations is applied.

3) Active inhibition of the stable component by means of a stimulation at a low frequency.

Identification of the after-effect produced by eserine poisoning of a muscle

The appearance of a stable component of the contraction in an eserine poisoned muscle may be regarded as an important argument confirming the theory of the humoral nature of the somatic impulse

transmission by means of a mediator of ACh. type. Further investigations showed that the duration of this specific after-effect for a given rhythm depends first of all on the duration of the preceding period of stimulation. The duration of the after-effect is considerably greater when the muscle is stimulated 3 seconds than in the case when the muscle is stimulated 0.3 or 1.5 seconds (Fig. 5). It is important to notice that not only the total time of a continuous stimulation affects the duration of the after-effect, but also, if this stimulation is divided by intervals of 5 seconds into a number of short periods, then the number of such periods also affects the duration of the after-effect. The greater the number of such periods through which the muscle goes the greater the duration of the effect (Fig. 6). It is just what is to be expected if the muscular esterase is inactivated by eserine, and the removal of the

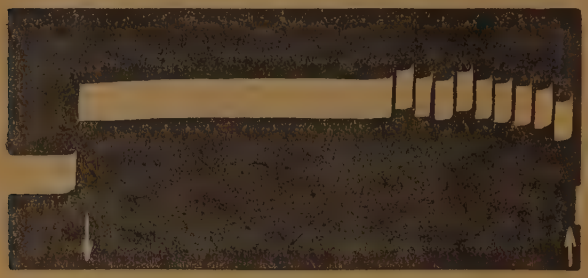


Fig. 4. Absence of a progressive contracture in an eserine poisoned *m. gastrocnemius*
Stimulation by half second tetanizing currents at the rhythm of 100 per second
Half second stimulation at the rhythm of 5 per second
Фиг. 4. Отсутствие прогрессирующей контрактуры в отравленном эзерином *m. gastrocnemius*. Раздражение полусекундными тетанизирующими токами в ритме 100 в сек. Полусекундное раздражение в ритме 5 в сек.

Fig. 5. The effect of duration of tetanization at the rhythm of 100 per second on th specific after-effect in *m. gastrocnemius*:
a) Stimulation during 0.3 seconds,
b) Stimulation during 1.5 seconds,
c) Stimulation during 3 seconds

Фиг. 5. Влияние продолжительности тетанизации на специфическое последействие в *m. gastrocnemius*: *a*) продолжительность раздражения 0,3 сек., *b*) продолжительность раздражения 1,5 сек., *c*) продолжительность раздражения 3,0 сек.

mediator from the places where it acts becomes very slow. Even if between the liberation of 2 quant of the mediator an interval of 5 seconds is allowed all the same the accumulation of the total amount of the active substance still continues.

With respect to different poisons the specific after-effect behaves as an ACh. contracture. Riesser ([23]) in experiments on *m. gastrocnemius* of a frog has established that ACh. contracture may be inhibited by atropine treatment in concentration of 1 : 1 000 and by curare in concentration of 1 : 10 000. No paralysis is produced by the treatment with

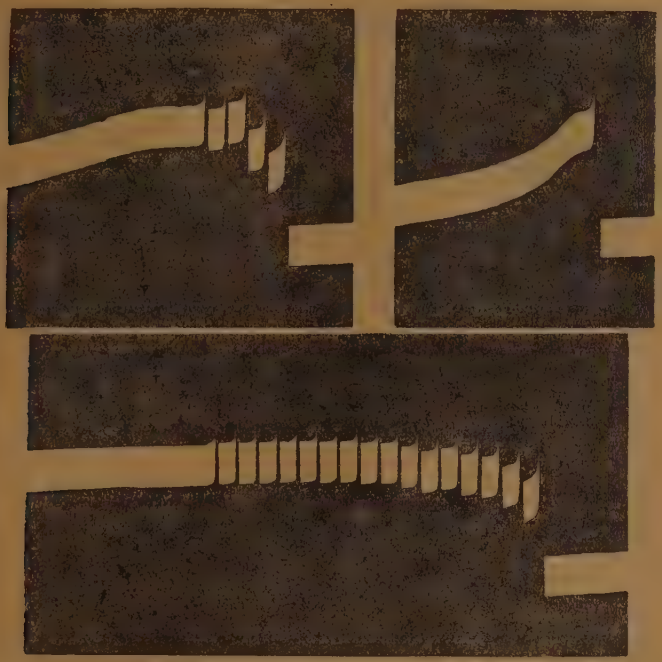


Fig. 6. The dependence of the duration of the specific after-effect in an eserine poisoned *m. gastrocnemius* from the preceding activity:
a) One tetanizing stimulation
b) Five tetanizing stimulations
c) Seventeen tetanizing stimulations

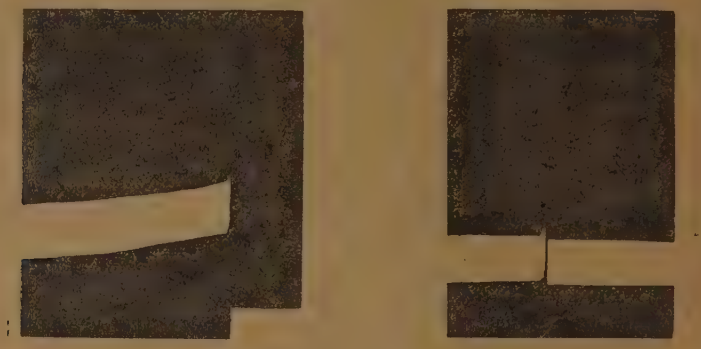
In all these cases the nerve of the preparation is stimulated during half a second at the rhythm of 100 per second. The interval between stimulations 5 seconds

Фиг. 6. Зависимость длительности специфического последействия отравленного эзерином *m. gastrocnemius* от предшествующей деятельности: a) одно тетанизирующее раздражение, b) пять тетанизирующих раздражений, c) семнадцать тетанизирующих раздражений.

Во всех случаях нерв препарата раздражается полсекунды в ритме 100 в сек. Интервал между тетанизациями 5 сек.

these concentrations during 20 minutes. If a muscle in which the eserine phenomenon is well pronounced is again immersed for 20 minutes into an eserine solution to which atropine or curare had been added in adequate concentration, then a new stimulation does not already bring about the above mentioned specific after-effect (Fig. 7). On the other hand, immersion of the normal muscle into ACh. solution 1 : 40 000 produces a contracture of approximately the same order as that remaining as an after-effect from the stimulation of an eserine poisoned muscle (Fig. 8). A

the characteristics of the stable component of the contraction, which we have noticed and which we have investigated show that this stable component may be regarded as ACh. contracture caused by the accumulation of the mediator in the muscle of which the esterase has been inactivated.



a *b*

Fig. 7. The effect of atropine on the specific after-effect in an eserine poisoned *m. gastrocnemius*:

a) The reaction of the muscle after treatment with eserine (1 . 10.000) during 2 hours.
b) The reaction of the same muscle after an additional poisoning in eserine solution (1 :1 0000) plus atropine solution (1 : 2000), during 20 minutes

Фиг. 7. Влияние атропина на специфическое последействие отравленного эзерином *m. gastrocnemius*:

a—реакция мышцы после отравления эзерином 1:10 000 в течение 2 час.,
b—реакция той же мышцы после дополнительного отравления в растворе эзерина 1 : 10 000 + раствор атропина 1 : 2.000 в течение 20 мин.

Contraction curves of eserine poisoned *m. gastrocnemius*

The examination of the photogram recorded on a slowly rotating drum is in itself sufficient to conclude that eserine poisoning not only brings about the appearance of an extremely long after-effect but produces also great changes throughout the entire length of the relaxation curve. For a further analysis of this phenomenon it was necessary to obtain curves characterizing all the stages of the contraction. For this purpose a photographic camera was used in which the recording plate fell with such a velocity that the process could be investigated in all its details. In these experiments the shortening of the muscle was recorded with a 5-fold magnification. The reconstruction of the curves obtained at different stimulation rhythms on one and the same muscle before and after the eserine poisoning is represented in Fig. 9. These curves are reconstructed as carefully as possible and they produce quite accurately the shape of the contraction which was observed in the experiment in question.

The curve of a half-second tetanus at the rhythm of 25 per second is characterized by a rapid relaxation coming immediately after the stimulation is stopped. However, the relaxation curve is not continuous. It is quite possible to distinguish clearly a period continuing for 0.32 seconds during which period the relaxation proceeds at a slower rate than on the next adjacent portion of the curve. With our method o

Fig. 8. Фиг. 8

Fig. 8. The comparison of the magnitude of the specific after-effect with the ACh. contracture:

a) The residual shortening of an eserine poisoned *m. gastrocnemius* after a half second stimulation at the rhythm of 100 per second.

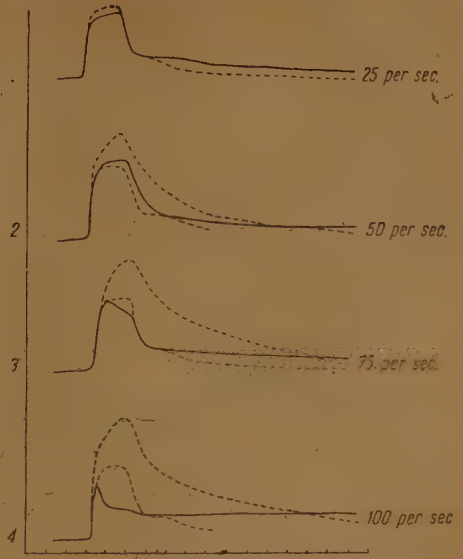


Fig. 9. Фиг. 9

b) The contracture of the same muscle obtained immediately after the curve a) by immersing the muscle into ACh. solution (1 : 20000)

Фиг. 8. Сравнение величины специфического последействия с ацетилхолиновой контрактурой:

a—остаточное укорочение отравленного эзерином *m. gastrocnemius* после полусекундного раздражения в ритме 100 в сек.,

b—контрактура той же мышцы, полученная непосредственно вслед за кривой *a*) погружением мышцы в раствор ацетилхолина 1 : 20000

Fig. 9. Reconstruction of the tetanic contraction curves of *m. gastrocnemius*:

1) The stimulation rhythm 25 per second. Dotted curve—contraction of a normal muscle. Continuous curve—contraction of an eserine poisoned muscle.

2) The stimulation rhythm 50 per second. The upper dotted curvecontraction of a normal muscle. The continuous curve—contraction of an eserine poisoned muscle. The lower dotted curve — the contraction of a normal muscle, the nerve of which is stimulated at the rhythm of 25 per second (this curve is given for comparison.)

3) The stimulation rhythm 75 per second. The upper dotted curve — contraction of a normal muscle. The continuous curve — contraction of an eserine poisoned muscle. The lower dotted curve — contraction of a normal muscle stimulated at the rhythm of 25 per second.

4) The stimulation rhythm 100 per second. Notation the same as in the above curves. All the curves obtained on one and the same muscle before and after poisoning. The duration of tetanization—half second. On the x-axis time is marked in fifths second

Фиг. 9. Реконструкция кривых тетанического сокращения *m. gastrocnemius*:

1—ритм раздражения 25 в сек. Пунктирная кривая — сокращение нормальной мышцы. Сплошная кривая — сокращение отравленной эзерином мышцы

2—ритм раздражения 50 в сек. Верхняя пунктирная кривая — сокращение нормальной мышцы. Сплошная кривая — сокращение отравленной эзерином мышцы. Нижняя пунктирная кривая — приведенное для сравнения сокращение нормальной мышцы, нерв которой раздражается в ритме 25 в сек.,

3—ритм раздражения 75 в сек. Верхняя пунктирная кривая— сокращение нормальной мышцы. Сплошная кривая — сокращение отравленной эзерином мышцы. Нижняя. пунктирная кривая — сокращение нормальной мышцы при раздражении в ритме 25 в сек.;

4—ритм раздражения 100 в сек. Обозначение, как на предыдущих кривых. Все кривые получены на одной и той же мышце до и после отравления. Продолжительность тетанизации — полсекунды. На оси иксов отложено время в пятых долях секунды

recording we have been able to find such a period in all the experiments in which the muscle was stimulated at the rate of 25 per second. It does not stand out with the same degree of sharpness in experiments of different muscles but sometimes this period is extremely well pronounced (Fig. 10). Neither in the present day literature nor in the classical works have we been able to find any indication concerning such a shape of the curve by tetanization at low frequencies. But for a single stimulus the contraction curve with a short lag period on the down—stroke has been known already for a long time. The term «Funkesche Nase» has been adopted for this phenomenon by the classical physiology. Due to the considerable resemblance of the slow relaxation period on the tetanus curve to the corresponding period observed on the curve of a single response we have also denoted this period by the above classical term.

Fig. 10. Фиг. 10

Fig. 10. Example of a well pronounced «Funkesche Nase» at the tetanization at the rhythm of 25 per seconds. ↑The beg.nning of tetanization. ↓ The end of tetanization. Vertical lines mark time in 1/25 second. To be read from left to right

Фиг. 10. Пример отчетливо выраженного «Funkesche Nase» при тетанизации в ритме 25 в сек. ↑ Начало тетанизации ↓ конец тетанизации. Вертикальные линии обозначают время в 1/25 сек.

The relaxation curve of an eserine poisoned muscle stimulated at the rhythm of 25 per second coincides in its initial period in all the details with the control curve. The deviation from the normal curve arises only at the moment when the «Funkesche Nase» is formed. On a poisoned muscle this period appears to be twice longer. Further on the shape of the relaxation curve is identical to that of the control curve but it proves to be slightly displaced upward.

With a stimulation at the rhythm of 50 per second the relaxation of a normal muscle gives a continuous curve considerably lengthened as compared with what we have at the above rhythm. On this relaxation curve there is no indication whatever of a «Funkesche Nase». After eserine poisoning the rate of the muscle relaxation in the initial portion of the curve appears to be considerably higher than the normal. Moreover the curve is no longer continuous. At a definite moment a small lag may be noted which may be regarded as the tip of the «Funkesche Nase».

At the rhythm of 75 per second the initial period of the curve representing the contraction of an eserine poisoned muscle has even a steeper slope. This period is now quite identical with that of the curve of a normal muscle stimulated at the rhythm of 25 per second. «Funkesche Nase» again appears at the same moment as on the curve of a normal muscle stimulated at 25 per second, but now it acquires an exceptionally great duration.

Finally the comparison of the contraction curve of a normal and poisoned muscle with the stimulation at the rhythm of 100 per second enables us to explain a phenomenon observed at the slow motion of the drum. A normal muscle when the stimulation is discontinued shows a considerable contracture slowly disappearing during several seconds. An eserine poison-

ed muscle relaxes to the level of the «Funkesche Nase» during the stimulation period itself. This level is slightly lowered immediately after the stimulation is discontinued and remains constant in this position.

Discussion of results

In comparing all the above examined curves it is scarcely possible not to come to the conclusion that the eserine phenomenon arises from the exactly opposite influences exerted by eserine on two processes taking place in a normal contraction:

1) Eserine diminishes and at considerable frequencies reduces to zero the ordinary residual contracture remaining after tetanization.

2) Eserine sharply increases the duration of the specific after-effect which normally appears only under especially favourable conditions of the experiment and of which the duration is but very short («Funkesche Nase»). The greater the stimulation frequency the more pronounced both these effects are and at the rhythm of 100 per second the phenomenon is at its maximum.

In a non-poisoned muscle the height of a tetanus continually increases when the rhythm increases up to 100 per second, whilst in a poisoned muscle the magnitude of the tetanus is slightly below the normal already at the rhythm of 25 per second. With a further increase of the stimulation frequency a well pronounced pessimum * appears in the muscle. At the rhythm of 100 per second the height of contraction in a poisoned muscle is no more than 50 per cent. of the normal.

At the same time both the height and the shape of a single response curve after eserine poisoning exactly coincide with those of the control curve. Thus our data entirely coincide with the experimental results of Briscoe and Cowan who have recently found that eserine poisoning brings about the development of the pessimum state already at such stimulation rhythms which on a normal muscle continue to give optimum contraction heights. Brown and Feldberg ([3]) have established that after eserine poisoning a prolonged stimulation of the preganglionic fibres of *gangl. cervicale sup.* brings about an inhibition of the contraction of nictitating membrane. The authors explain this effect by the accumulation of ACh. in ganglionic synapsis. The ACh. effect is even in this case similar to that of nicotine. In small doses it excites and in large doses it paralyses the ganglionic synapsis. Whilst there is a normal balance of the rate of appearance and the rate of destruction of the mediator the concentration of ACh. is all the time maintained at the optimum level. But when the esterase is inactivated by eserine the ACh. concentration rapidly rises to a level which prevents normal conduction of the stimuli in the synapsis. Cowan explains the pessimum reaction of an eserine poisoned muscle exactly in the same way.

If we accept this probable interpretation of the nature of the pessimum state then all the features of the phenomenon which we have observed may be explained from the point of view of the humoral transmission of impulses. Our experiments were carried out on the *gastrocnemius* of a frog in which there are two types of fibres. It is

* In the physiological literature (with the exception of Russian physiological literature) the phenomenon of the decrease of the muscular contraction height with the stimulation at high frequencies is usually denoted by the term «Wedensky inhibition». Both here and in what follows we shall denote this phenomenon by the term which has been proposed by Wedensky himself and which is universally employed in the Russian literature, namely the term «pessimum».

quite admissible to suppose that «Funkesche Nase» is due to the contraction of the tonic fibres of *m. gastrocnemius*. At the stimulation rhythms of 50 and 100 per second the normal muscle develops a very long residual contracture so that the tonic component of the contraction of *m. gastrocnemius* is completely masked. This residual contracture may be denoted by the name «work» contracture. Its duration depends probably on the amount of work performed during the tetanus and it probably depends also on the accumulation of the metabolism products. It is hardly possible to suppose that this contracture depends in any degree on the accumulation of the mediator and in any case it does not possess any signs by which ACh. contracture can be recognized. At low stimulation frequencies this «work» contracture is but very slightly noticeable. That is just why the contraction of tonic fibres in form of a «Funkesche Nase» appears in the after-effects as an independent component of response of *m. gastrocnemius* only at the rhythm of 25 per second. Inability of an eserine poisoned muscle to develop an increasing contracture when a series of tetanizing stimulations is applied to it (see Fig. 3), is most probably explained by the fact that this contracture is of «work» origin. There is no doubt whatever that an eserine poisoned muscle on being stimulated by a sufficient current at the rhythm of 100 per second always comes to a pessimum state. «Work» contracture is in this case very greatly reduced because the amount of work performed during the pessimum tetanus is sharply diminished.

The appearance of a specific after-effect is probably due to the action of eserine on the tonic fibres. We suppose that a pessimum reaction due to the accumulation of ACh. in motor nerve endings occurs only in non-tonic fibres. The tonic fibres on the contrary do not develop any such reaction to the excess of ACh. at least in the range of the rhythm which we have employed. In any case the stable shortening of a poisoned muscle which remains as a specific after-effect of the excitation exactly coincides in magnitude with the height of the «Funkesche Nase» of a normal muscle. Thus the result of the inactivation of esterase is expressed in an entirely different way in tonic and in non-tonic fibres.

Non-tonic fibres react to the excess of ACh. by pessimum, whilst tonic fibres react by an increased duration of contracture. The result is that the whole of the eserine phenomenon takes the form of a «Funkesche Nase» of an infinitely lengthened duration, when this eserine phenomenon is recorded by means of a slowly rotating drum of an optical kymograph. If the interpretation of the eserine phenomenon which we have given is correct, then this phenomenon in the form which we have described is not characteristic of skeletal muscles in general but only of those muscles, in which the relation of the number of tonic and non-tonic fibres and the properties of their nerve endings are similar to those of a *m. gastrocnemius* of a frog. In any other muscle the stabilization of mediator must produce another effect corresponding to the functional and morphological peculiarities of the muscle in question. In a recent work Brown, Dale and Feldberg [4] succeeded in detecting the specific effect of eserine on the muscle of a warm-blooded animal. This effect is that due to the influence of eserine, the height of a maximum single response is considerably increased. Electrographical analysis of this phenomenon showed that it is due to the action of eserine, a single twitch is converted into a short tetanus. Hence Dale and his co-workers came to the conclusion that the property of reacting by

rhythmical discharges to the excess of ACh. is characteristic of the muscles of warm-blooded animals.

In our experiments no changes were observed in a single response after eserine poisoning. It may be easily assumed that the functional peculiarities of the motor nerve endings may be different in warm-blooded and cold-blooded animals. But from our point of view the reaction to eserine in any case must be different in tonic and non-tonic muscles. In order to verify the correctness of this supposition we investigated the eserine effect on 2 extreme representatives of this type of muscles of a frog, namely, *m. rectus abdominis* and *m. sartorius.*

II. Eserine effect on *m. rectus abdominis*

Experimental data.

In accordance with histological investigations of Krüger, Duspiva and Führlinger ([20]) *m. rectus abdominis* contains more than 14% of tonic fibres. In so far as its functional properties are concerned, it is a tonic muscle highly sensitive to ACh. As far as we know this muscle has never been used for experiments with indirect stimulation. It is innervated by 5 nerves which do not form any plexus but enter on different levels the corresponding segments of the muscle. For the purposes of our experiments it was sufficient to consider only three of these nerves, namely 4, 5 and 6. There is no difficulty in removing these three nerves and putting them together on the stimulating electrodes. In this way we may obtain a contraction equal in the magnitude to that obtained by direct stimulation of muscular fibres.

Having investigated this muscle in the same conditions as *m. gastrocnemius* we saw that *m. rectus abdominis* behaves even in the normal state like an eserine poisoned *m. gastrocnemius.* When the nerves are subjected to a series of half second stimulations at the rhythm of 100 per second separated by intervals of 5 seconds, a stable contracture is observed as an after-effect in the muscle. This after-effect may be inhibited by stimulation at the rhythm of 5 per second just as in the case of a poisoned *m. gastrocnemius.* With increasing the stimulating current the level of the residual contraction is somewhat raised, but as well as in case of a poisoned *m. gatsrocnemius* a contracture increasing with every new stimulation is not observed (Fig. 11).

After poisoning with eserine the magnitude of the contraction, remaining as an after-effect, increases very sharply. At the same time every subsequent tetanization brings about a new heightening of the level of the residual contraction. It is not difficult to see that this process differs considerably from a progressive «work» contracture of a non-poisoned *m. gastrocnemius* (Fig. 12). During the first 10 tetani the contracture of a normal *m. gastrocnemius* increases almost in direct proportion to the number of contractions, whilst in case of *m. rectus abdominis* the increase of the residual contraction follows a curve very similar to a hyperbola. The most essential difference is that this «work» contracture of *m. gastrocnemius* is not inhibited by stimulations applied at a low rhythm.

The peculiarities of the way in which *m. rectus abdominis* reacts to eserine may be better studied on the curves obtained with an increased speed of the record. At the excitation rhythm of 20 per second the relaxation of a non-poisoned *m. rectus* begins immediately after the stimulation is stopped. A rapid relaxation after 0.07 seconds is re-

placed by a stable residual contracture which by analogy with the curve for *m. gastrocnemius* may be called «Funkesche Nase». But in this case the duration of the «Funkesche Nase» is infinitely great. Eserine poisoning introduces a number of changes in this curve. The rising part of the curve becomes steeper, the total height of the contraction increases. The maximum contraction does not occur at the end of stimulation but the muscle continues to contract for 0.04 seconds after the stimulation has been stopped. The initial part of the relaxation curve does not in any way differ from a normal muscle, but the «Funkesche Nase» occurs on a higher level (Fig. 13).

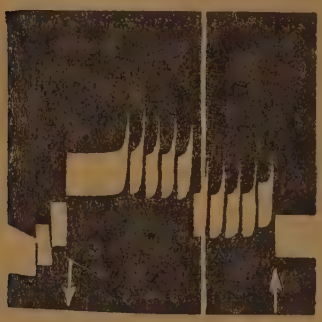
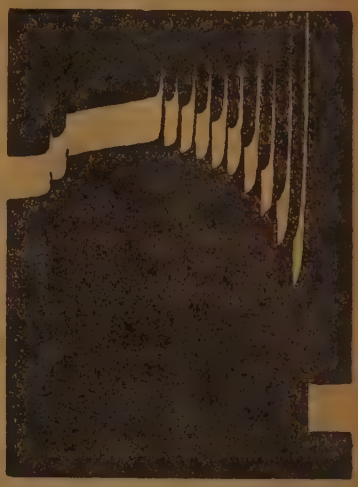


Fig. 11. Фиг. 11



Фиг. 12 Fig. 12

Fig. 11. Contractions of a non-poisoned *m. rectus abdominis* recorded at the slow rotation of the photokymograph drum. ↑ The beginning of a series of stimulations by half second tetanization at the rhythm of 100 per second. The white line shows the increase of the stimulation current.
↓ The stimulation at the rhythm of 5 per second.
The interval between stimulations — 5 seconds. Magnification—10 times. Load — 5 grams. Nerves 4, 5, 6 are stimulated

Фиг. 11. Регистрация сокращений неотравленного *m. rectus abdominis* при медленном вращении фотокимографа. ↑ — Начало серии раздражений полусекундными тетанизациями в ритме 100 в сек. Белая линия — увеличение силы раздражающего тока. ↓ — Раздражения в ритме 5 в сек.
Интервал между раздражениями 5 сек. Увеличение 10 раз. Нагрузка 5 гр. Раздражаются 4, 5 и 6 нервы.

Fig. 12: Contraction of *m. rectus abdominis* after eserine poisoning (the same muscle as in fig. 11). The condition of stimulation and recording — the same as in fig. 11.

Фиг. 12. Регистрация сокращений *m. rectus abdominis* после отравления эзерином (та же мышца, что и на фиг. 11). Условия регистрации и раздражения как на фиг. 11.

A comparison of the curves obtained at the rhythm of 35 per second shows the same effect of eserine, the only difference being that in this case the rising portions of the curves coincide with each other. With the excitation at the rhythm of 50 per second the curves obtained before and after eserine poisoning coincide in the magnitude, and the rate at which they reach the maximum of contraction is the same. But in this case as well as at the above rhythm the contraction maximum of a poisoned muscle persists for a few hundredths of a second after the stimulation has been discontinued, and the level of the «Funkesche

Nase» proves to be considerably higher. It is important to notice that on being superimposed the curves for a poisoned muscle at the rhythms of 35 and 50 per second coincide.

In the experiment under consideration the eserine poisoning not only heightened the level of the residual contraction but it also caused a general increase of the contraction height in the range of the rhythms from 10 to 35 per second. Neither the height of the single response nor the height of the tetanus at the rhythm of 50 per second were changed after the poisoning in this case. However, it has to be pointed out, that out of 8 experiments in which the height of contraction was recorded, only 2 experiments furnished the same general results as in the example cited. In 2 experiments the height remained

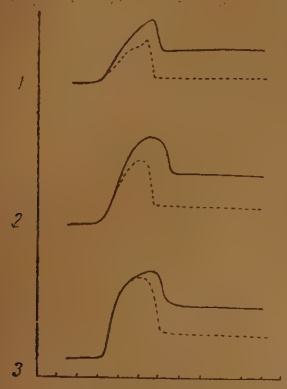


Fig. 13. Reconstruction of the tetanic contraction curves. *m. rectus abdominis:*
1) The stimulation rhythm 10 per second.
2) The stimulation rhythm 35 per second.
3) The stimulation rhythm 50 per second.
Duration of tetanization 0.5 second.
Dotted curves denote the contraction of a normal muscle.
Continuous curves denote the contraction of the same muscle after poisoning. On the x-axis time in 1/5 second is marked.

Фиг. 13. Реконструкция кривых тетанического сокращения *m. rectus abdominis:*
1—ритм раздражения 10 в сек.
2—ритм раздражения 35 в сек.
3—ритм раздражения 50 в сек.

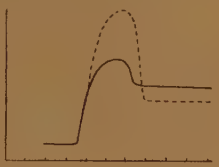


Fig. 14. An example of a pessimum reaction in *m. rectus abdominis.* The stimulation rhythm 100 per second. Notations the same as in fig. 13

Фиг. 14. Пример пессимальной реакции *m. rectus abdominis.* Ритм раздражения 100 в сек. Обозначения как на фиг. 13

unchanged and in 4 cases a more or less well pronounced pessimum reaction was observed in the muscle. It is also necessary to stress the fact that the residual contraction was increased in all the experiments without exception even in those cases, where the total contraction height had undergone a pessimum reduction. However, even when the pessimum reaction took place the pessimum was less pronounced than in the case of *m. gastrocnemius.* The pessimum itself affected only the height of the curve without introducing any changes in the duration of the contraction during the period of stimulation (Fig. 14).

Discussion of results

In the analysis of the eserine effect on *m. rectus* it has to be born in mind that this muscle on being immersed in ACh. solution of a sufficient concentration may develop a contracture no smaller than the contraction produced by maximum direct stimulation. All the fibres of *m. rectus* are parallel to each other. Therefore if only the tonical fibres i. e. only 14% of the fibres contained in the muscle react to ACh.

even then in this case the height of isotonical contraction must be equal to the height of contraction produced by the stimulation of all the fibres. Of course in this case the magnitude of the tension must be proportional to the number of the reacting fibres. In reality the tension developed by *m. rectus abdominis* on its being immersed in ACh. solution did not exceed 20% of the maximum. If all these peculiarities of the muscle under investigation are taken into account, then a following interpretation of all the above mentioned aspects of eserine effect may be given.

It is possible to assume that in a normal muscle the appearance and destruction of the mediator are balanced in such a way that in non-tonic fibres the optimum concentration of the mediator is reached only at the rhythm of 50 per second. With respect to the tonic fibres the mediator concentration even at this rhythm does not probably reach its optimum. In any case every heightening of the rhythm within the range under investigation brings about a heightening of the level of the residual contraction. After eserine poisoning the most important link in the chain of inactivation processes of the mediator namely the hydrolysis disappears. For every value of the rhythm the mediator concentration increased as compared with a normal muscle. At the rhythm of 35 per second this concentration reaches its optimum, and a further heightening of the stimulating rhythm brings about neither an increase of the total contraction height nor any heightening of the residual contraction level. The fact that in a poisoned muscle the maximum of contraction height does not correspond to the period of stimulation but occurs immediately after the stimulation has been discontinued, is also sufficiently well explained by the stabilization of the nerve excitation mediator.

It is difficult to determine whether the difference in the character of the pessimum reaction of *m. rectus abdominis* and *m. gastrocnemius* may be explained by the difference of functional peculiarities of the nerve endings of non-tonic fibres of both muscles, under consideration or it may be based on the functional predominance of the number of tonic fibres in the *m. rectus abdominis* and on their parallel distribution. In the first case it would be necessary to acknowledge that the nerve endings of the non-tonic fibres of *m. rectus abdominis* posses a capacity to respond by inhibition to the excess of ACh. to a lesser degree than the corresponding nerve endings of the *m. gastrocnemius*. In the second case we should have to assume that the constant contraction height during the whole period of the stimulation at the high rhythm is maintained by the activity of the tonic fibres which respond to any ACh. concentration and therefore are generally incapable of undergoing a pessimum in case of indirect stimulation. In any case *m. rectus abdominis* considered as a whole being acted upon by eserine does not develop the same readiness for a pessimum state as it proves to be the case with *m. gastrocnemius*.

Taking into consideration all these data and comparing them we come to the conclusion that the peculiar eserine effect which in accordance with our observations on *m. gastrocnemius* is connected with the influence on the tonic part of the muscle, is very well pronounced in case of *m. rectus abdominis*. In a normal state the features characteristic of the activity of the non-tonic fibres predominate on the contraction curve of the *m. gastrocnemius*. On being acted upon by eserine at a sufficiently high stimulation rhythm these fibres undergo a pessimum and in this case the tonic part acquires a predominant importance

It is our opinion that this fact explains the sharp change in the contraction of *m. gastrocnemius* observed after poisoning. In *m. rectus abdominis* the contractile process even in a normal state is determined by the functional predominance of the tonic part of the muscle. Therefore eserine poisoning does not introduce any essential qualitative variations in the contraction curve. All the variations observed are principally of the quantitative character and may be interpreted without any particular difficulties, once the specific eserine effect on muscular choline esterase has been admitted.

III. Eserine effect on *m. sartorius*

Experimental data

M. sartorius is a typical representative of non-tonic muscles of a frog. In accordance with the data of histological investigations it does not contain any tonic fibres at all. This fact determines also its functional peculiarities. All kinds of contracture obtained on *m. sartorius* are

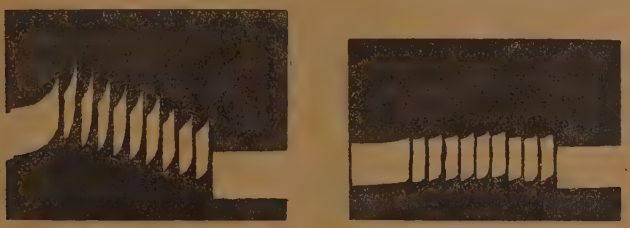


Fig. 15: Contractions of a *m. sartorius* recorded at the slow rotation of the photokymograph drum. Magnification 10 times. Load — 5 grams. Tetanization 9.5 second, at the rhythm of 100 per second. Intervals between stimulations — 5 seconds.
a) Contractions of a normal muscle
b) Contractions of the same muscle after treatment with eserine

Фиг. 15. Регистрация сокращений нервно-мышечного препарата *m. sartorius* при медленном ходе фотокимографа. Увеличение 10 раз. Нагрузка 5 г. Тетанизация 0,5 сек., в ритме 100 в сек. Интервал между отдельными тетанизациями 5 сек.: *a* — сокращения нормальной мышцы, *b* — сокращения той же мышцы после отравления эзерином

less pronounced than in other cases. In particular an ACh. contracture has, in case of this muscle, but a very short duration and is frequently converted into a number of separate twitches.

The only effect of eserine poisoning which may be recorded by means of a slowly moving kymograph drum is the disappearance of «work» contracture. A normal *m. sartorius*, on being subjected to a series of half second tetanizing stimulations separated by intervals of 5 seconds, develops a progressing contracture of the same type as in case of *m. gastrocnemius* but of a considerably smaller magnitude. After treatment with eserine no contracture is observed in the same conditions of stimulation. Nor is any specific after-effect characteristic of a poisoned *m. gastrocnemius* observed in the curves (Fig. 15). The results of the analysis done in recording a complete tetanus curve also point in the same direction.

This analysis showed that the only way in which *m. sartorius* responds to eserine is a very well pronounced tendency to develop a pes-

simum even at relatively low stimulation rhythms. At the rhythm of 100 per second the contraction height reaches only 34% of the control data obtained before poisoning (Fig. 16).

Discussion of results

The data obtained on *m. sartorius* entirely coincide with the results of investigations on 2 other muscles. *M. sartorius* does not contain any tonic fibres and on its being treated with eserine it does not develop any traces of the reaction which we ascribe to the effect of the tonic part of the muscle. Pessimum reaction after eserine poisoning is by the authors regarded as a property of non-tonic fibres and this reaction is much more pronounced in case of this muscle than in case of a

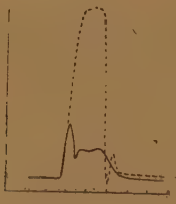


Fig. 16. Фиг. 16

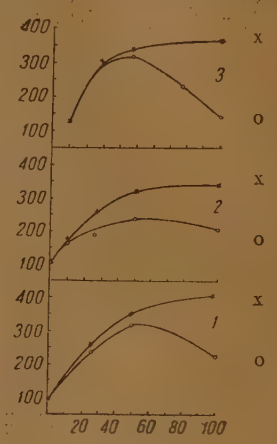


Fig. 17. Фиг. 17

Fig. 16. Reconstruction of the tetanic contraction curves *m. sartorius*. Stimulation rhythm 100 per second. Notations the same as in fig. 14.

Фиг. 16. Реконструкция кривых тетанического сокращения of m. *sartorius*. Ритм раздражения 100 в сек. Обозначения, как на фиг. 12

Fig. 17. Comparison of the development of pessimum reaction with the stimulation at high rhythms in different muscles which have been subjected to eserine poisoning

1) *M. gastrocnemius.*

2) *M. reetuts abdominis.* The results of an experiment in which a pessimum reaction appeared after poisoning are plotted in this curve.

3) *M. sartorius*

Rhythms are marked on the x-axis. On the y-axis are marked the magnitudes of the contraction in per cent of the height of a single contraction. X—denotes the height of contraction of a normal muscle. O—denotes the height of contraction of the same muscle after poisoning

Фиг. 17. Развитие пессимальной реакции в мышцах, отравленных эзерином: *1*— *m. gastrocnemius*; *2*— m. rectus abdominis — На кривой нанесены результаты эксперимента, в котором была выражена пессимальная реакция; 3—*m. sartorius*. Ритмы отложены на абсциссе. На оси ординат обозначены величины сокращений в процентах от высоты одиночного сокращения.

X — обозначает сокращения нормальной мышцы, *O* — обозначает сокращение той же мышцы после отравления

strongly tonic *m. rectus* and of *m. gastrocnemius*. A comparative study of eserine effect on different muscles permits to conclude that: 1) eserine brings about an increase of height (*m. rectus*) and duration (*m. gastrocnemius*) of the contraction of tonical fibres and 2) eserine causes a pessimum reaction in non-tonic fibres, this reaction being the more pro-

nounced the greater the functional predominance of non-tonic fibres in the muscles (Fig. 17). Both these aspects of eserine effect may be quite satisfactorily explained, if we admit that the real effect of eserine on the muscle is the inactivation of esterase. Nerve endings in non-tonic fibres «tuned» to a definite amount of ACh. respond to this inactivation by inability of conducting frequent impulses. The way in which the nerve endings of tonic fibres respond to eserine does not differ from the reaction of the vagus nerve endings because exact «tuning» is not characteristic of tonic muscles.

IV. Inhibition of residual contraction of an eserine poisoned muscle

Active inhibition of residual contraction in an eserine poisoned *m. gastrocnemius* is the fact the explanation of which presents the greatest difficulties. Whenever this specific after-effect is well pronounced and the muscle is subjected to stimulation at the rhythm of 5 per second a rapid relaxation takes place which almost completely annihilates the residual contraction. This inhibition may be seen in all the curves obtained in investigating an eserine treated muscle. This phenomenon is so characteristic and it occurs so regularly that in those experiments wherein the residual contraction was not well pronounced we could always determine, whether we had to do with «work» or specific contractures, by using as a test the tetanization at a low rhythm. Tetanization at a low rhythm does not produce any effect on the «work» contracture.

The inhibition of specific residual contraction of an eserine treated muscle occurs as regularly even when the stimulating current is diminished. In order to obtain the specific after-effect it proved to be necessary to stimulate the preparation with a supermaximum current at the rhythm of about 100 per second. When the current is reduced to the maximum value the inhibition is observed even at the rhythm of 100 per second.

It appears that the phenomenon of inhibition occurs only in case of a residual contraction of tonic fibres. This point of view is confirmed by the observations of the response of strongly tonic muscles: *m. rectus abdominis* and the tonic bundle of *m. ileofibularis* develop this phenomenon not only after poisoning but even in a normal state. It is hardly possible at the present time to give any more or less satisfactory explanation of this highly interesting phenomenon. However, there is no doubt that whatever is the nature of the active inhibition, the very fact of its existence is an argument for regarding the residual contraction as an ACh. contracture of the tonic part of the muscle. Already in his first investigation concerning the effect of ACh. on skeletal muscle Riesser ([23]) discovered that a muscle which is in a state of ACh. contracture relaxes if it is subjected to a number of single stimuli. If the muscle remains in the poison solution, then after a certain interval of time the contracture is developed again. This property of ACh. contracture has been further investigated by a number of experimenters Hess ([18]), Rehsteiner ([22]), Hess and Neergard ([19]), Simonson ([25]), the results being the same as in Riesser's experiment.

Hess considers this inhibition to be so specifically characteristic of ACh. effect that on having obtained an inhibition of a part of Tigel contracture by a single stimulus he came to the conclusion that in this contracture there is a component caused by the action of ACh. In our experiments the residual contraction phenomenon behaves as an ACh

contracture also in that respect that actively inhibited contraction not unfrequently tends again to recover its original magnitude during the interval between stimulations (Fig. 18). The cause of an inhibition of an ACh. contracture by single stimuli was originally explained by Riesser as an effect of purely mechanical factors. The momentum of the lever falling during the relaxation period overcomes the resistance of contracture, and therefore the curve appears to be displaced after the excitation. This conception of the phenomenon led Riesser to denote it by the term «Durchreissen». However, Hess has shown that this «Durchreissen» phenomenon may be reproduced even in conditions in which the effect of lever momentum is excluded. Therefore he considers that the cause of this phenomenon is to be looked for in the variation of properties of a system of muscular colloides. In accordance with this explanation Hess proposes another term for denoting this phenomenon — Löschung. We have not made a special study of the nature of the inhibition observed in our experiments and therefore at the present moment we have no definite explanation to offer concerning this phenomenon. It is hardly possible to deny that this inhibition is connected with the high plasticity which the muscle acquires during the specific after-effect. During this period the lever may be passively displaced to any point below the level of contraction and the muscle retains this new level for a long time. Eserine treated *m. gastrocnemius* behaves in the same way as a smooth muscle with well pronounced tonic properties. This circumstance lends much plausibility to the supposition that this phenomenon is determined by the viscoelastic properties of the tonic fibres. On the other hand, this phenomenon doubtless depends on the height of the twitch produced by the inhibiting stimulus. In any case we could notice that the inhibition is produced in the best way when the muscle responds to a low rhythm stimulation by a well pronounced contraction. At the same time it is impossible not to admit that this phenomenon is closely dependent on the stimulation conditions. The inhibition is obtained with any current, if a single stimulus or tetanization at the rhythm of 5, 10 and 20 per sec. is used. At higher rhythms up to 100 per second the inhibition is obtained only if the value of the stimulation current does not exceed the maximum. Thus we have the exact opposite of the pessimum: frequent and strong stimulations produce a contracture of great duration, whilst feeble stimulations at a low rhythm actively inhibit this contracture.

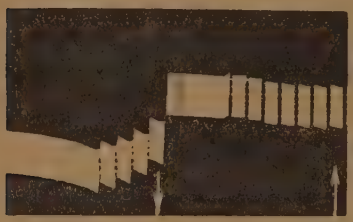


Fig. 18. The reappearance of the residual shortening after stopping the tetanization at a low rhythm (*m. gastrocnemius*).
↑Stimulation at the rhythm of 100 per second.
↓Stimulation at the rhythm of 5 per second.

Фиг. 18. Восстановление остаточного укорочения после прекращения тетанизации редким ритмом (*m. gastrocnemius*)
↑ — раздражение в ритме 100 в сек. ↓ — раздражение в ритме 5 в сек.

All this tends to prove that, even if Hess and Riesser's concepts of mechanical or physico-chemical causes of inhibition of ACh. contracture are accepted in one or other modification, still in the final instance we come to physiological phenomena. There is little reason at present time to build hypotheses of one or other kind concerning these phenomena since these hypotheses cannot be supported

by experimental data. We limit ourselves to stating that whatever is the nature of inhibition, the poisoned muscle in a state of residual contraction develops this phenomenon exactly in the same form as a muscle which is in a state of ACh. contracture. This enables us to conclude that even this aspect of eserine effect finds adequate interpretation from the point of view of the specific influence of the poison on the muscular choline-esterase.

V. The effect of the vagomimetic substances on a skeletal muscle

All the above experimental data hardly leave any room for doubt concerning the way in which eserine affects the result of a nerve impulse in a skeletal muscle and in particular in its tonic fibres. In order to explain the eserine effect in non-tonic fibres it is necessary to make use of the hypothesis concerning the inhibiting action of high concentrations of ACh. arising in nerve endings, which hypothesis, notwithstanding its being very plausible, has not been proved by a direct experiment. Whilst that is the case with non-tonic fibres, for the explanation of the eserine effect in tonic fibres no additional assumptions are required. In this case eserine simply increases the duration of the effect of a nerve impulse and the poison influence does not in any way differ from the influence of the effect of the vagus nerve in the heart.

If both the vagus and somatic nerves liberate ACh. at their endings and can functionally replace each other in experiments with cross-sewing, if ACh. brings about in both nerves an effect completely reproducing the effect of a nerve impulse, if the same influence is exerted on these organs by eserine, then naturally the question arises, what then is the criterion for classifying a nerve fibre in the somatic or parasympathetic system?

The classification of nerve fibres, as it is well known, is usually carried out in accordance with their morphological, functional and pharmacological peculiarities. The pharmacological characteristic has always been very largely used, principally, it seems, because this characteristic is the simplest for the experimental investigation. The value of the pharmacological method of investigation is based on the concept of the selective sensitivity of the nerve endings to substances possessing definite chemical and physico-chemical properties. The creation of the humoral theory of nerve impulse transmission is doubtless a triumph of pharmacology. In terms of this theory the theory of the selective sensitivity of nerve endings finds a very convincing basis. Pharmacology has at its disposal a sufficient arsenal of vagomimetic substances which have been used almost up to the present in order to determine whether the nerves under investigation belong to the parasympathetic system. Parasympathetically innervated organs react not only to ACh. They react also to other vagomimetic substances of which arecoline and pilocarpine are typical representatives.

From the point of view of modern pharmacology it is considered that these vagomimetic poisons do not in any way affect a skeletal muscle. However, in having investigated this phenomenon on different muscles of a frog we found that with respect to arecoline the above holds good only for non-tonic fibres. No contracture is produced in a *m. sartorius* when this muscle is immersed into pilocarpine or arecoline solution (Fig. 19). On the other hand, if *m. rectus abdominis* is immersed into arecoline solution then a very great contracture is observ-

ed in this strongly tonic muscle. This contracture exceeds in magnitude the ACh. contraction and reaches the height of the maximum contraction obtained in case of direct stimulation of muscular fibres (Fig. 20). But immersion into pilocarpine solution does not produce any results in case of *m. rectus abdominis* as well as of *m. sartorius*.

A preliminary treatment of the muscle with atropine solution in concentration of 1:2 000 paralyses the effect of arecoline exactly in the same way as that of ACh. Thus also in this case, that is to say, with respect to one of the representatives of the vagomimetic substances not belonging to the choline group, the tonic fibres of a skeletal muscle behave in the same way as the organs innervated by the vagus nerve.

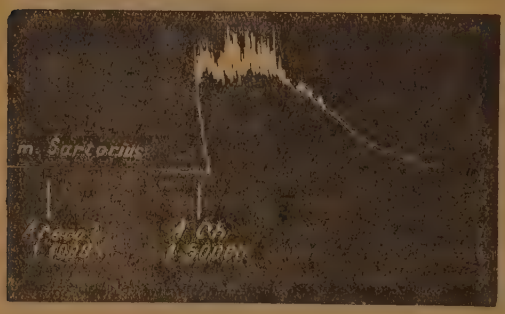


Fig. 19: Reaction of m. *sartorius* to vagomimetic substances. The first arrow—the muscle immersed in arecoline solution 1 : 1.000. The second arrow — the muscle immersed in the ACh. solution 1 : 50.000.

Фиг. 19. Реакция *m. sartorius* на ваготропные вещества:
первая стрелка — мышца погружена в раствор ареколина 1 : 1 000
вторая стрелка — мышца погружена в раствор ацетилхолине 1 : 50 000.

On being applied at a sufficiently high concentration atropine not only inhibits the ACh. effect but also produces a conductivity block in the myo-neural junction. As we may see from Fig. 21 both these atropine effects are observed approximately in the same form in the tonical fibres of *m. rectus abdominis*. The nerve endings in *m. sartorius* are also sensitive to atropine but to a lesser degree than those of *m. rectus abdominis* (Fig. 22). In *m. sartorius* ACh. contraction is entirely paralysed even after a very brief treatment with the poison. This is probably due to the fact that ACh. effect is in general but slightly pronounced in case of this muscle.

The property of arecoline to produce contracture in tonic fibres may be from the pharmacological point of view taken as evidence of considerable similarity of the nerve endings corresponding to these fibres to those of the parasympathetic nerves. But pharmacology is a science dealing not only with the effect of different substances on living tissues but it is also a science investigating the active concentrations of the substances in question. From this point of view there is a distinct difference between the tonic fibres of a skeletal muscle and the smooth muscular fibres. Parasympatho-mimetic poisons affect the tonic fibres only when comparatively great concentrations of the substance are used. A pharmacologist will not regard all these concentrations as being specific concentrations of the substance.

But nowadays it is quite permissible to ask what is to be meant by the term specific concentration? Since 05 mg atropine on being introduced into the blood paralyses the ACh. effect on the intestines, whilst 100 mg are not sufficient to inhibit the effect of stimulation of the vagus nerve, may we consider the atropine effect to be specific for the vagus nerve? Since ACh. affects the heart of a frog in concentration of 1:1 000 000 000 and *m. sartorius* in concentration of 1:50 000 isthe ACh.

effect specific for *m. sartorius*? Since, at last, arecoline affects the heart at the concentration of 1:100 000 and the skeletal muscle at the concentration of 1:1 000 is arecoline effect specific for the skeletal muscle?

In order to judge, whether a given substance or a given concentration of this substance may be regarded as being specific, it is very instructive to recollect Dale's persistent efforts to reproduce on a warm-

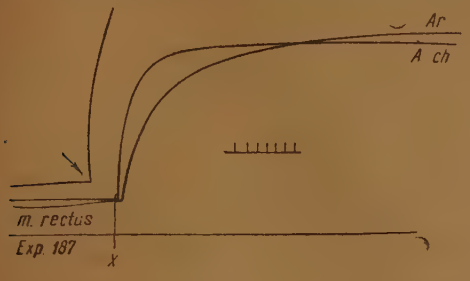


Fig. 20. Фиг. 20

Fig. 21. Фиг. 21.

Fig. 20. Reaction of *m. rectus abdominis* to vagomimetic substances. X—the moment at which the muscle was immersed into the solution of poison. The muscle develops an ACh. contracture (ACh.). After washing the muscle the contracture due to arecoline is recorded on the same curve (Ar.) Arecoline contracture has a longer latent period and is developed slower. Upper curve — the maximum contraction of the muscle by tetanization at the rhythm of 100 per second. Time — each mark 10 second.

Фиг. 20. Реакция *m. rectus abdominis* на ваготропные вещества. X — момент погружения мышцы в раствор яда. Мышца впадает в ацетилхолиновую контрактуру (ACh.). После отмывания мышцы, на той же кривой регистрируется контрактура от ареколина (Ar). Контрактура от ареколина имеет более длительный скрытый период и развивается медленнее. Верхняя кривая—максимальное сокращение мышцы при тетанизации в ритме 100 в сек. Время — каждая отметка 10 сек.

Fig. 21. Atropine effect on *m. reclus abdominis.*

a) Contractions of a normal muscle.

b) Contractions of the same muscle after a 20 minute treatment with atropine solution 1 : 5000.

The contractions are in both cases recorded on a stopped drum. The first contraction is obtained with direct maximum stimulation. The second—with maximum indirect stimulation. And the third — by immersing the muscle in ACh. solution 1 : 50 000.

Фиг. 21. Влияние атропина на *m. rectus abdominis.* 1— сокращения нормальной мышцы. 2— сокращения той же мышцы после 20-минутного воздействия атропина в растворе 1 : 5 000. Сокращения записаны на остановленном барабане. В обоих случаях первое сокращение получено при прямом максимальном раздражении, второе — при максимальном непрямом раздражении и третье — при погружении мышцы в раствор ацетилхолина 1 : 50 000

blooded animal the effect of a nerve impulse by introducing ACh. These efforts proved to be perfectly successful in Dale's last work. He started from a quite obvious concept namely, that the decisive factor in the pharmacological action is not the concentration of the substance in the solution prepared at the laboratory, but the concentration of the substance at the point where it acts upon the tissue. For a skeletal muscle of a warm-blooded animal the conditions existing in a myo-neural junction are so much specialized that all the usual methods of poison treatment

failed to give any results. The success of Dale's experiments is a warning to us to be very careful in using the criterion of the specific concentration in the meaning usually attached to this term.

In order to obtain arecoline and atropine effect on tonic fibres higher concentrations of poison are required then those necessary to affect the heart. This may be taken as evidence of different sensitivity to these substances of the heart and of a skeletal muscle. But it may as well be regarded as a proof of different peculiarities in the ways of the poison penetration from the solution to the point of its action. In any case we do not see any reasons for supposing that the arecoline and atropine effects on the nerve endings of the tonic fibres of a muscle of a frog differs from the effect of these poisons on the parasympathetic nerve endings.

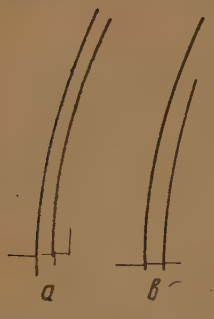


Fig. 22. Atropine effect on *m. sartorius:*
a) Contractions of a normal muscle.
b) Contractions of the same muscle after a 20 minute treatment with atropine in solution 1 : 5.000. The conditions of experiment the same as in fig. 21.

Фиг. 22. Влияние атропина на *m. sartorius;* *а* — сокращения нормальной мышцы; *б*) сокращения той же мышцы после двадцатиминутного воздействия атропина в растворе 1 : 5 000. Условия эксперимента такие же, как и на фиг. 21

In its time much attention has been devoted to the problem of parasympathetic innervation of skeletal muscles. The principal experimental data, on which our knowledge of parasympathetic innervation of voluntary muscles was based, have been obtained by the pharmacological method of investigation. If we were to continue the efforts to classify the nerves as belonging to one or another system on the basis of pharmacological tests, we could strengthen the pharmacological evidence by bringing forth two more arguments. These are, that tonic muscles respond to arecoline by a contracture and the nerve endings in these muscles are paralysed by atropine. But the excessive degree of progress in accumulating parasympathetic characteristics of a skeletal muscle makes it permissible to reverse the problem and to ask, whether the cardiac branches of the vagus nerve contain somatic fibres. It is obvious that pharmacological characteristic of the nerves of tonic fibres and that of the parasympathetic nerves are so very similar that we have either to aknowledge their being almost completely identical or we must in general abandon the idea of classifying the nerve fibres on the basis of pharmacological tests.

General considerations

A clear definition of morphological and functional peculiarities of the three different paths of the central nervous system, namely, sympathetic, parasympathetic and somatic has been established by classical investigations of Gaskell and Langley. Gaskell was the first to represent the morphological structure of the autonomic system as a result of definite phylogenetic transformation which the nervous system has undergone in the evolution process. The theory which has developed, namely, the theory of migration of the neurons belonging to the autonomic system towards the effectors is confirmed by all the experimental data obtained in the embryonal and comparative physiological investigations. Gaskell maintains that phylogenetic phenomena by which this migration

is caused are to be explained by the necessity of concentrating the elements of the nervous system governing the locomotor muscles.

Orbeli's theory concerning the different types of influence exerted by the nerve impulses on the function of muscular tissue throws some light on another aspect of the phylogenesis of the locomotor act. The evolution of the locomotor function leads finally to the appearance of skeletal muscles capable of reacting with exactness and rapidity to external stimuli received and transmitted by the nervous system. On a definite stage of phylogenesis the automatic function characteristic of the primitive contractile tissue becomes dependent on the nerve impulses. In accordance with Orbeli's theory the initial function of the nervous system was to exert an adaptive influence on the tissue. At this stage of the evolutionary process stimuli directly acting upon the muscle still continue to be the direct cause of contraction. The nervous system makes muscular movements more perfect because the nerve impulses adapt the properties of the muscle for the best possible execution of a given movement which is still brought about by a stimulus acting on the muscular tissue itself. The functional characteristic of a muscle is now not invariable for all the cases of muscular activity. This type of innervation is well illustrated by the works of Jordan devoted to the problem of the nerve influence on the properties of a molluscan muscle.

A necessary condition for a perfectly exact functioning of the muscular tissue is the inhibition of reactivity to unspecialized stimuli both of local and of general origin and the replacement of these stimuli by a specialized nerve impulse. In addition to the adaptional type of influence the real motor type of influence now arises which on the one hand inhibits the reactivity of the muscle to the automatic stimuli and on the other hand effects a complete control of the contractile process. This state of things is characteristic of the skeletal muscles of the vertebrata, where along with the adaptive influences a complete dependence of muscular activity on the impulse transmitted by the motor nerves has developed. In these muscles both types of influence are definitely attached to morphologically different nervous systems, namely the motor function belongs to the somatic nerve and the adaptive function to the sympathetic system. It is exactly from this point of view that Orbeli considers the experimental data on the influence of the sympathetic nerve on the function of a skeletal muscle, obtained by his school.

Orbeli suggests that morphological differentiation of efferent paths reflects the shifting of the types of influences exerted by the nervous system. Thus the evolution of the efferent path proceeds in such a way that the fibres which on one phylogenetic stage exerted adaptive influence, on another stage are transformed first into inhibitive fibres and then into real motor fibres. The adaptive function is now taken by new younger fibres which appear on a definite stage of evolution. This hypothesis is strongly supported by the examination of the whole problem of nerve fibre classification in accordance with the chemical properties of their endings. It appears that the experimental data, obtained in studying the transmission of impulses in the nerve endings belonging to different systems, cannot be made to agree with the classical theories of the autonomic system. If the nerve fibres are characterized by the way in which they respond to chemical tests then one group will contain not only all the somatic and parasympathetic fibres but also a considerable part of the sympathetic fibres. All the preganglionic fibres of

the sympathetic system transmit the impulses by means of ACh. (Feldberg and Gaddum [16]). In the same way a sympathetic stimulation is transmitted to the sweat glands [Dale and Feldberg [12]]. Among the sympathetic nerves there are some vasodilators at the endings of which ACh. is liberated [Bülbring and Burn [5]]. Taking all these facts in consideration Dale [10] proposed to divide all the nerves of the autonomic system independently of their origin into adrenergic and cholinergic nerves. In accordance with this classificatheon all the somatic fibres also belong to the cholinergic group. The term proposed by Dale is very suitable and it was quickly adopted in the physiological literature. However, one must not forget that this term describes only one of the peculiarities of the nerve endings. It may be acknowledged that the primary distinctive characteristic of a nerve ending is its cholinergic nature. This cholinergic nature is inherent to the oldest nerve fibres which in vertebrata have progressed to the stage of the somatic system. (Of course, by the oldest nerve fibres we mean here the fibres which are oldest in the phylogenetical sense). This cholinergic nature is reserved in the fibres of the parasympathetic system which appears in comparatively early stages of the phylogenesis of vertebrata. Even in the phylogenetically youngest sympathetic system a considerable number of fibres continues to transmit excitation by means of ACh. However, this system does not reserve in all its parts the original type of mediator. Postganglionic fibres arise in this system that acquire a new chemical characteristic, namely, their adrenergic nature.

Only those characteristics which have undergone the greatest changes in the process of evolution, that is morphological and functional characteristics, may be taken as a criterion for placing the nerves into one or another system. The chemical characteristic of the nerve endings cannot satisfy these conditions because it was not in all the fibres that it had undergone any essential changes in phylogenesis. The pharmacological characteristic establishes categories which are too broad, they are broader than the subdivisions determined by the functional and morphological peculiarities of different systems. It is just because the nerve endings of various systems do not differ in their chemical characteristics, that morphological and functional peculiarities of the nerve path acquire a predominant importance in classification.

On having come to the concept of the cholinergic nature of the somatic fibres Dale from the very beginning stressed the differences in the nerve endings of the somatic and of the other cholinergic systems. He believes that even the nerve endings of the different parasympathetic nerves are not the same. Dale considers that the peculiarities of the contact of the nerve fibres with the effector cell are the primary characteristic of the nerve ending. In some cases this contact is not very close, a certain space being left between the nerve ending and the effector cell, which space is overcome by the diffusion of the mediator. In some other cases the contact may be so close that the distance traversed by the mediator becomes infinitesimal short. Dale believes that from this point of view it is possible to explain the mystery of the difference in the reaction to atropine of the cardiac and intestinal branches of the vagus nerve. Dale's ideas agree very well with what we have called the «tuning» of the myo-neural junction to a definite amount of ACh.

The evolutionary process of the innervation of a muscle may be defined as a process in which the excitation is localized. If we compare the adaptive influence exerted by the vagus nerve on the muscle of

the intestinal tract with the effect of the motor impulse in a skeletal muscle then the principal advantages in favour of the skeletal muscle are the limited character of the effect, the short duration of the latent period and an almost complete coincidence of the period of the muscular activity with the period of stimulation. All these properties in the presence of the same mediator in both muscles must be more pronounced when the following conditions are satisfied: when the absolute quantities of the mediator formed at each impulse are small, when the process of the mediator inactivation is more complete and when the place from which the mediator can exert its stimulating effect is limited. The greater is the extent to which these conditions are satisfied, the more pronounced the above mentioned properties are.

All these properties are most clearly observed in the nerve endings controlling the motor function of a skeletal muscle. The whole of the long series of investigations devoted to the question of the effect of ACh. introduced into the blood or applied to the outer surface of the muscle testify that the striated muscular tissue of vertebrata in a normal state is by itself probably insensitive to ACh. It appears that a contraction can be produced by ACh. only from a quite exactly localized part of a muscular fibre, namely, from the point of the myo-neural connection. The experimental difficulty of reproducing by means of ACh. a normal muscular contraction, the difficulty which has been so brilliantly overcome by Dale and his co-workers is probably that, roughly speaking, ACh. does not produce any effect on the myo-neural junction of most striated muscles from the outside. To achieve success Dale devised such an experimental method in which ACh, reached the myo-neural junction in a sufficient concentration and followed a strictly determined path from the nerve endings to the sensitive receptive substance which path is characteristic for the mediator.

If we assume that non-tonical fibres in a skeletal muscle of a frog, which practically do not react to ACh. applied from outside, are characterized by highly differentiated myo-neural junction, it is not difficult to explain the fact that a pessimal reaction is the only response to eserine poisoning in these fibres. ACh. quant are liberated at every nerve impulse. There is only one process by which ACh. can be removed after eserine treatment, namely, diffusion. As soon as in these conditions the stimulation rhythm becomes so high that a considerable excess of mediator is accumulated in the myo-neural junction a process is observed which may be compared to the usual inhibition of reaction on active surfaces when the rate of removal of the reacting substances is not sufficiently high. The new ACh. quanta arising in the process do not find any free point of application and a pessimum is developed because the mediator no longer can exert its stimulating action. It is only the quanta character of the mediator supply which brings about the tetanic contraction. The quantity of Ach which has produced the initial contraction and which remains in a constant contact with the «receptive substance» cannot maintain the tetanic contraction for the same reason for which this contraction cannot be maintained by a constant current.

Tonic fibres of a skeletal muscle of a frog invariably respond to immersion into ACh. solution or to the application of Ach. to the points where the nerve fibres enter the muscles. This enables us to suppose that the receptive substance of these fibres is not so very inaccessible to ACh. stimulation, applied from outside, as in case of non-tonic fibres. Without introducing any new concepts, we may suppose that the

active surface of the myo-neural junction is not so exactly localized in these fibres. In accordance with this ACh. formed in excess after the inactivation of the esterase can exert its action not only at the point of direct contact of the nerve endings with the muscle but also within a certain radius around this point. Therefore a pessimal reaction in tonic fibres either does not arise at all or is considerably less pronounced than in non-tonic fibres. The tonic fibres remain in a state of contraction all the time while the ACh. is formed in the process not removed by diffusion. This is due to the same reason for which they react by a prolonged contraction to stimulation by a constant current. We believe that from this point of view it is possible to explain the reaction of *m. rectus abdominis* to eserine. The eserine effect on *m. gastrocnemius* combines both types of reaction. After having gone through the «Anfangszuckung» the non-tonic fibres of this muscle undergo a pessimum and relax until they find a «support» of the tonic fibres.

It appears that by their functional peculiarities the tonic fibres occupy an intermediate position between the true smooth muscles and the true striated muscles. Their reaction to eserine approaches rather the type of reaction of the tissues innervated by parasympathetic nerves than the reaction of the non-tonic fibres. This circumstance makes it especially easy to interpret the eserine effect in tonic fibres in terms of the humoral theory which has been so very thouroughly worked out with respect to the autonom nerves. This is due to the fact that in these fibres the eserine effect is observed in its classical form.

The parasympathetically innervated organs react not only to ACh.; they react also to other vagomimetic substances — pilocarpine and arecoline, that is the substances to which Bacq has given the name of «imperfect mimetics». In accordance with Bacq's idea these substances by themselves do not reproduce the effect of the nerve impulse but excite the endings of the parasympathetic nerve. The transmission of impulses is in this case also produced by ACh. arising as the result of stimulation. It is hardly probable that this point of view is correct because it has been quite positively determined that pilocarpine acts even after degeneration of the postganglionic fibres of *m. oculomotorius* in the eye. We also found that arecoline effect is observed on *m. rectus abdominis,* the motor nerves of which have been completely degenerated. The point of application of the «imperfect mimetics» must be probably referred to the same substrate as the action of the true mediator, namely ACh.

However, we consider the term proposed by Bacq to be very appropriate but we want it to imply a somewhat different idea. From our point of view the «perfection» of the mimetic substance is the greater the greater number of aspects of the true mediator effect are reproduced by this substance. ACh. reproduces all the effects of a nerve impulses in all the tissues innervated by cholinergic fibres. Arecoline is to be referred to less perfect mimetics because it reproduces the Ach. effect on glands on smooth muscles and on tonic fibres of a skeletal muscle, but does not reproduce this effect on non-tonic fibres. Pilocarpine is still less perfect, since it reproduces the ACh. effect on smooth muscles and glands but proves to be ineffective even for tonic fibres. Thus the degree of reaction to «imperfect mimetic substances» may be used as a criterion in order to determine the functional characteristics of the myo-neural junctions in question.

The more is the type of contact between the nerve fibre and the effector organ specialized, the smaller will be the number of means by

which the true process of impulse transmission can be imitated. The endings of parasympathetic nerve react with the same intensity to a number of substances characterized by different degrees of perfection in comparison with ACh. In the myo-neural junction of non-tonic fibres which has advanced very far along the path of evolution it is quite impossible to replace ACh. by another substance even if the substance is for some, yet unknown reasons, similar to ACh. in its functional effects.

Tonic fibres occupy a middle position between these two extreme types of myo-neural junction known in cold-blooded animals. If we classify the nerve endings belonging to different systems by their functional characteristics we obtain groups in which gradual specialization of reaction of the nerve endings to the mediator can be observed very distinctly.

Group I. Parasympathetic nerves. Respond to all vagomimetic substances (pilocarpine, arecoline, ACh.). These nerves react to eserine by a simple heightening and lengthening of the effect of a nerve impulse.

Group II. Nerves of tonic fibres in a skeletal muscle of cold-blooded animals. React to ACh. and arecoline. Do not react to pilocarpine. The reaction to eserine is the same as in case of parasympathetic nerves

Group III. Nerves of non-tonic fibres in a skeletal muscle of cold-blooded animals. The reaction to ACh. is less pronounced. Do not react to arecoline and pilocarpine. Eserine treatment brings about a pessimum reaction at a high stimulation rhythm but does not produce any effect on a single response.

Group IV. Motor nerves of mammals. React to ACh. only in special conditions of experiment. Eserine treatment brings about a pessimum at a high stimulation rhythm and changes the effect of a single stimulus converting the response into a discharge of rhythmic impulses.

If the properties of nerve endings and the variations of these properties are examined in the order in which these nerve endings are given in the above table, we shall see that for different types of innervation a continuously increasing specialization is observed in the response to chemical substances approaching the true mediator in their physiological characteristics.

On the stage of evolution corresponding to the appearance of non-tonic fibres on the muscles of cold-blooded animals this specialization affects already the quantity of the mediator liberated. In mammalian muscles the mediator quantity for every impulse is so strictly determined that eserine treatment changes even the effect of a single stimulus (this is not observed in case of muscles of cold-blooded animals). At the same time, notwithstanding an always increasing specialization of the reacting substrate, the way of stimulating this substrate remains unchanged. Namely, stimulation is effected by liberation in the nerve endings of a definite amount of some ACh.-like chemical substance.

Summary

1) Our data support Dale's statement that impulses in somatic motor nerve endings are transmitted by ACh.

2) There is a distinctly noticeable genetic affinity between somatic and parasympathetic nerves. Among the somatic fibres investigated the fibres innervating the tonic muscles of a frog most closely resemble in their properties the fibres of the parasympathetic system.

3) The pharmacological method of analysis is still to be regarded as a very valuable experimental method in physiology. However, this method must not be employed for the purposes of classifying nerve fibres in different systems. The classical morphological classification continues to be the only criterion for referring nerves to one or another efferent way.

4) Reaction to pharmacological substances furnishes data for judging of the characteristics of the nerve endings independently of the system to which this nerve ending belongs.

Pavlov Physiological Institute,
Academy of Sciences of the USSR.
Leningrad.

Received
August 14, 1937 г.

REFERENCES [1] Briscoe, J. Physiol., **86**, 1 P., 1936. [2] Briscoe, J. Physiol., **86**, 48 P., 1936. [3] Brown and Feldberg, J. Physiol., **88**, 265, 1936. [4] Brown, Dale and Feldberg, J. Physiol., **87**, 394, 1936. [5] Bülbring and Burn, J. Physiol., **83**, 483, 1935. [6] Cowan, J. Physiol., **86**, 61 P., 1936. [7] Cowan, J. Physiol., **87**, 43 P., 1936. [8] Cowan, J. Physiol., **88**, 3 P., 1936. [9] Dale, Croonian Lectures, Lancet, 1929. [10] Dale, J. Physiol., **80**, 10 P, 1933. [11] Dale and Feldberg, J. Physiol., **81**, 12/V P., 1934. [12] Dale and Feldberg, J. Physiol., **81**, 40, 1934. [13] Dale, Feldberg and Vogt, J. Physiol., **86**, 353, 1936. [14] Dale and Gasser, J. Pharmakol. and Exp. Ther., **29**, 53, 1926. [15] Feldberg, Pflüg. Arch., **232**, 75, 1933. [16] Feldberg and Gaddum, J. Physiol.,**81**, 305, 1934. [17] Hess, Verhandl. XI. Kongress, Edinburg, 1923. [18] Hess, Pflüg. Arch., **217**, 511, 1927. [19] Hess und Neergard, Pflüg. Arch., **205**, 506, 1924. [20] Krüger, Duspiva and Führlinger, Pflüg. Arch., **231**, 750, 1932. [21] Kruta, Arch. Internat. Physiol., **41**, 187 (1935). [22] Rehsteiner, Pflüg. Arch., **217**, 430 (1927). [23] Riesser, Arch. Exp. Path. u. Pharm., **91**, 342, 1921. [24] Samoilov, Pflüg. Arch., **208**, 508, 1925. [25] Simonart and Simonart, Arch. Internat. de Pharm. et de Ther., **49**, 302, 1935. [26] Simonson, Arch. f. exp. Path. u. Pharm., **96**, 284, 1923.

А. Г. ГИНЕЦИНСКИЙ и Н. И. МИХЕЛЬСОН. ВЛИЯНИЕ ЭЗЕРИНА НА СКЕЛЕТНУЮ МЫШЦУ ЛЯГУШКИ

РЕЗЮМЕ

Предположение о химической природе передачи возбуждения в окончаниях соматических нервов при посредстве медиатора типа ацетил-холина является весьма вероятным в свете исследований, обнаруживших освобождение ацетил-холина в скелетной мышце. Вместе с тем такое предположение до недавнего времени встречало ряд серьезных возражений. Наиболее существенными из них являются: 1) отличие ацетил-холиновой реакции скелетной мышцы от обычного сократительного акта и 2) отсутствие специфического влияния эзерина на сократительный акт скелетной мышцы.

Авторами показано, что оба эти возражения неприменимы к случаю тонических волокон мышц лягушки. Эзеринизация этих мышц резко меняет их реакцию на непрямое раздражение. При раздражении частотой около 100 в секунду эзеринизированные мышцы развивают стойкую и длительную контрактуру, по всем признакам совпадающую с эффектом, вызываемым ацетил-холином. Эта контрактура может быть немедленно прекращена раздражением в ритме 5—10 в секунду. Длительность контрактуры зависит от ритма и продолжительности раздражения.

Нетонические мышцы такой реакции на эзерин не обнаруживают. Авторы приходят к заключению, что представление о гуморальной передаче нервного импульса находит себе подтверждение при исследовании тонических волокон скелетных мышц лягушки.

Авторы высказывают ряд соображений о эволюции иннервационного механизма скелетной мускулатуры.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. М. РЯБИНОВСКАЯ и М. Н. ЛИВАНОВ

РОЛЬ ХИМИЧЕСКИХ МЕДИАТОРОВ В ПЕРЕДАЧЕ ИМПУЛЬСА С НЕРВА НА МЫШЦУ

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

В связи с проблемой химической передачи нервного возбуждения представляет большой интерес вопрос о взаимоотношении между ацетилхолином и эзерином, как веществом инактивирующим холинэстеразу, а также вопрос о причине неодинаковой реакции различных мышц на ацетилхолин. По современным представлениям скелетные мышцы позвоночных делятся на тетанические и смешанные (т. е. состоящие из тетанических и тонических волокон) и этими различиями в структуре объясняется различный характер их реакции на ацетилхолин.

Настоящая работа представляет собою попытку проанализировать электрограммы, полученные при действии ацетилхолина, адреналина и раствора Бидермана на мышцу, состоящую из однородных тетанических волокон.

Вопрос о химической природе процесса передачи нервного возбуждения — далеко не новый. Еще Шеррингтон ([18]) в своем капитальном труде «Integrative action of the nervous system» нарисовал картину возможной химической передачи возбуждения в центральных синапсах. А. Ф. Самойлов ([4]) не только высказал подобное предположение в отношении мионеврального синапса, но и обосновал его экспериментально. Этим самым был поставлен вопрос о химической природе гуморального агента, участвующего в передаче нервного импульса. Многочисленные данные по этому вопросу, накопленные за последние годы в мировой литературе, говорят, с одной стороны, о наличии ацетилхолина в различных тканях животных организмов и, в частности, в скелетной мышце, а с другой — о том, что ацетилхолин, введенный извне, вызывает сокращение скелетных мышц как у холоднокровных, так и у теплокровных животных [Дэл, Фельдберг и др. ([7, 11, 12])]. Более того, показано, что ацетилхолин в скелетной мышце не распределен равномерно, а сконцентрирован главным образом в области нервных окончаний [Нахмансон ([15])].

Дэлу удалось на скелетной мышце теплокровного животного (кошки) при действии ацетилхолина получить эффект, аналогичный действию нервного импульса. Эти результаты, наряду с другими фактами, позволяют признать за ацетилхолином роль химического медиатора в нормальном физиологическом процессе передачи возбуждения с двигательного нерва на скелетную мышцу.

Разработка этой большой проблемы имеет прямое отношение к общей проблеме эволюции функции мышц, и в решении самой

проблемы все большее и большее значение приобретают сравнительно физиологические данные.

Как известно, Зоммеркамп ([19]) установил различный характер реакции скелетных мышц холоднокровных на ацетилхолин: одни мышцы, как *m. rectus abdominis* лягушки, очень чувствительны к ацетилхолину и реагируют на его действие стойкой контрактурой; другие, как *m. sartorius*, мало чувствительны к этому агенту, и их реакция выражается обычно в коротких частых вздрагиваниях; наконец, третья группа мышц занимает промежуточное положение.

На основании этого признака Зоммеркамп делит скелетные мышцы холоднокровных на тонические и не тонические.

Точка зрения Зоммеркампа нашла подтверждение в обширной работе Крюгера, Дуспива и Фюрлингера ([13]). На основании морфологического и физиологического анализов различных мышц лягушки эти авторы установили, что такие мышцы, как *m. sartorius*, состоят из однородных волокон, тогда как другие мышцы, например, икроножная и *m. rectus abdominis*, содержат волокна двух различных типов. Авторы назвали волокна типа *m. sartorius* тетаническими, а отличающиеся от них волокна в смешанных мышцах — тоническими.

Правда, ряд других авторов иначе объясняет различный характер реакции мышц на ацетилхолин. Так, Вахгольдер и Нотман ([16]) не признают качественных различий в реакции отдельных мышц холоднокровных на ацетилхолин и объясняют различную степень их тоничности состоянием субстрата, которое может изменяться в зависимости от таких факторов, как время года, биологическое состояние животного [Вахгольдер и Ледебур: ([14, 20, 21])] и т. д. Другие авторы, как Рюккерт ([17]), считают, что степень тоничности связана с филогенетическим возрастом отдельных мышц: филогенетически более молодые мышцы, как *m. rectus abdominis* лягушки или диафрагма млекопитающих, являются более тоничными, чем более древние (первичные) мышцы.

Но, независимо от точки зрения отдельных авторов, остается несомненным факт, что скелетные мышцы позвоночных животных реагируют на ацетилхолин неодинаково.

А. Г. Гинецинский и Н. И. Михельсон ([1]) в своей работе остановились на другой стороне вопроса, именно на роли эзерина в гуморальной передаче импульса.

В отношении эзерина твердо установлено его характерное свойство — инактивировать холинэстеразу и тем самым стабилизировать действие ацетилхолина. С этой точки зрения считалось парадоксальным его парализующее действие на ацетилхолиновую контрактуру.

Но в последнее время установлен рад фактов, проливающих свет на это противоречие. Брискоэ ([5, 6]) и Коуэн ([8, 9, 10]) в своих работах показали, что скелетная мышца при действии эзерина приходит в состояние пессимума при более низких частотах раздражения, чем это имело место до действия эзерина. Гинецинский и Михельсон в указанной работе подвергли этот вопрос тщательному анализу и пришли к заключению, что причиной тормозного эффекта эзерина на ацетилхолиновую контрактуру является состояние пессимума, в которое мышца впадает вследствие накопления ацетилхолина.

Исходя из этих представлений, авторы объясняют различный характер реакции тонических и нетонических волокон на эзерин различиями в степени функциональной дифференцировки их нервных окончаний и считают, что «концевые аппараты нервов тонических волокон еще недостаточно далеко ушли по пути эволюции».

Нам кажется не вполне правомерным сводить все различия в характере реакции тонических и нетонических мышц к различиям в особенностях их нервных окончаний, тем более, что морфологические данные говорят о различиях в структуре самих мышечных волокон. Однако указанная работа вносит большую ясность в понимание самого механизма нервно-гуморальной передачи возбуждения.

Исходя из этих данных, представляет большой интерес выявить характер электрического ответа различных мышц на ацетилхолин с тем, чтобы в дальнейшем сравнить реакцию тетанических мышц с реакцией мышц смешанных. В данной работе мы пытались подвергнуть анализу электромиограмму мышцы, состоящей из однородных тетанических волокон.

МЕТОДИКА

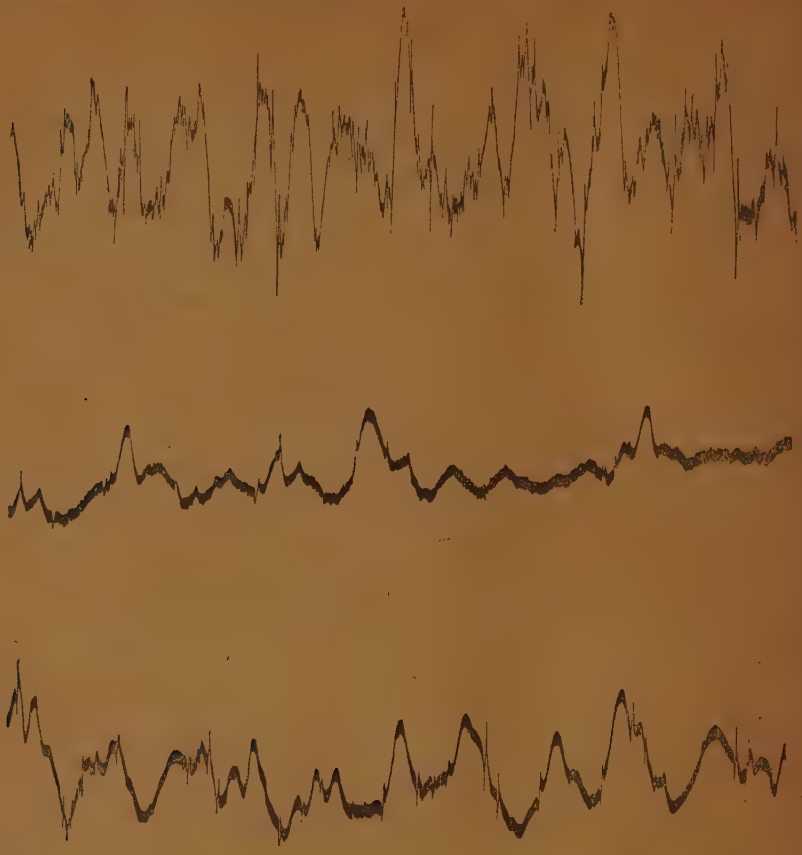
Опыты производились на изолированной *m. sartorius* лягушки[1]. Концы мышцы опускались в две U-образные стеклянные трубочки, наполненные раствором Рингера. Мышца фиксировалась при помощи ниток, привязанных к ее концам. Нитки продевались через U-образные трубочки и концы их связывались вместе. Таким образом, сокращения мышцы протекали изометрически. К верхней поверхности мышцы подводились подвижные серебряные хлорированные электроды. Токи отводились к усилителю и подавались на шлейф осциллографа Сименса. Применялся один из имеющихся в лаборатории усилителей, построенных по принципу конденсаторно-реостатной схемы. После проверки регистрирующих приборов и констатации отсутствия токов в мышце, находящейся в состоянии покоя, на верхнюю поверхность мышцы наносились 2—3 капли ацетилхолина в концентрации 1 : 20 000 и регистрировались токи действия (фиг. 1). Кроме ацетилхолина, регистрировались также результаты действия эзерина, адреналина и раствора Бидермана. Отметчик времени регистрировал $^1/_5$ секунды. Всего произведено 36 опытов. Полученные результаты подвергались анализу по методу анализа апериодических кривых, разработанному Н. А. Бернштейном и описанному в работе Ливанова (2).

Результаты

Ацетилхолин в указанной концентрации вызывает хорошо различимые частые вздрагивания мышечных волокон, длящиеся иногда несколько секунд. Осциллографическая регистрация этих сокращений дает следующую картину: в первые моменты действия ацетилхолина наблюдаются колебания большой амплитуды и частоты; затем амплитуда колебаний уменьшается, и они становятся более упорядоченными, как бы образуя отдельные циклы; затем границы этих циклов постепенно стираются и в последней стадии действия ацетилхолина наблюдаются лишь отдельные колебания, гораздо меньшей амплитуды[2]. Как объяснить эти изменения в характере колебаний? Возможно, что в первый период действия ацетилхолина мы имеем асинхронные сокращения волокон, расположенных преимущественно на поверхности мышц. Далее, по мере продолжения

[1] Опыты производились в физиологической лаборатории Института мозга.

[2] Эти данные были доложены на физиологическом совещании Биогруппы АН 27 февраля 1937 г.



Фиг. 1. Осциллограммы *m. sartorius* лягушки при действии на нее следующих веществ: 1 (сверху) — ацетилхолин, 2 — адреналин, 3 — раствор Бидермана

действия ацетилхолина, наблюдается известная упорядоченность в их деятельности. Наконец, в последней стадии, возможно, сокращаются уже не все волокна, а только отдельные более глубоко расположенные группы волокон, к которым проникает ацетилхолин.

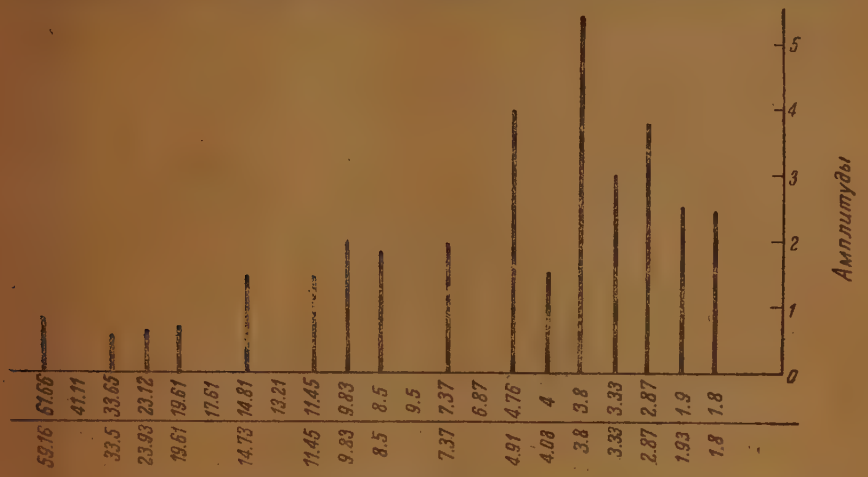
Опыты показывают, что действие ацетилхолина снижается атропином. Кроме того установлено, что эзерин при нанесении на мышцу не вызывает в нем осцилляций и, более того, парализует действие ацетилхолина. Ацетилхолин на фоне эзерина тоже оказывается недействительным.

Действие адреналина (1 : 1000) дает картину, напоминающую по внешнему виду действие ацетилхолина в последней его стадии. Раствор Бидермана производит более слабое действие, чем ацетилхолин, и более сильное, чем адреналин (фиг. 1).

Как уже указывалось, к анализу электромиограмм был применен метод Бернштейна, при помощи которого нам удалось выяснить, что электромиограммы включают несколько периодических кривых синусоидальной формы. Наши анализы не захватили всех процессов, но пока ограничились диапазоном наиболее низких частот от 2 до

60 герц. Спектры кривых составлены следующим образом: по оси абсцисс (верхняя линия) отложены частотные процессы, встречаемые во всех анализах; нижняя линия — это частоты, присутствующие в данной кривой. По оси ординат отложены амплитуды каждой из найденных частот.

Спектр (фиг. 2) получен с электромиограммы, снятой во время «автоматической» деятельности мышцы при действии на нее раст-



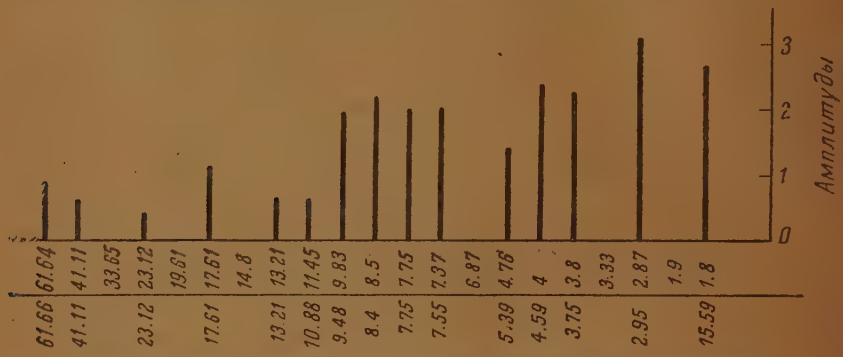
Фиг. 2. Анализ нижней осциллограммы фиг. 1 (действие раствора Бидермана). Цифры внизу показывают частоты колебаний (в герцах)

вора Бидермана. Бросается в глаза, что деятельность мышечных элементов создает ряд периодических процессов. Отсюда с необходимостью вытекает, что не все волокна работают синхронно. С другой стороны, нам кажется, что наличие отдельных синусоидальных процессов с очень низкими ритмами наиболее легко объяснить, допуская синхронную деятельность в отдельных группах мышечных волокон. Последнее положение хорошо согласуется и с представлениями других исследователей (Шеррингтон, Вахгольдер и др.).

Становясь на эту точку зрения и принимая закон «все или ничего», как необходимое рабочее положение, мы приходим к следующему представлению о мышечной деятельности: 1) чем сильнее выявлен (по амплитуде — силе) отдельный периодический процесс в электромиограмме, тем большее число мышечных элементов в нем участвует, и 2) отдельные группы мышечных волокон, работающих внутри себя синхронно, неодинаковы по количеству входящих в них волокон. То, что эта неравномерность не стоит в связи с какими-то условиями момента, вытекает из постоянства этих различий в амплитудах (фиг. 2 и 4).

Эта амплитудная неравномерность достаточно резка, и бросается в глаза то, что в спектре фиг. 2 периодический процесс с частотой в 3.8 герца резко превалирует над остальными. Среди прочих процессов наибольшие амплитуды имеют его ближайшие соседи. Это преимущественное развитие одного-двух процессов при наблюдении за сокращениями мышцы должно восприниматься как определенный ритм мышечной деятельности. При сравнении спектров (фиг. 2 и 4) легко видеть, что амплитудный акцент в обоих случаях падает на

одни и те же частоты в 3—4 герца. Это заставляет думать, что большинство мышечных волокон способно к деятельности именно с этой частотой. Конечно, здесь нужно учитывать условия, в которых действует мышца, ибо изменение этих условий (изменение кислотности, доставки O_2 и т. д.) не может не отразиться на скорости течения процессов в ней. Таким образом возможно, что в мышце сосуществуют волокна, имеющие различную лабильность, и что наибольшее число их обладает лабильностью, соответствующей ритму в 3—4 герца. Учитывая, что ритмы импульсов, приносимых к мышце, различны, легко усмотреть в этом физиологический механизм, играющий известную роль в деятельности мышц.



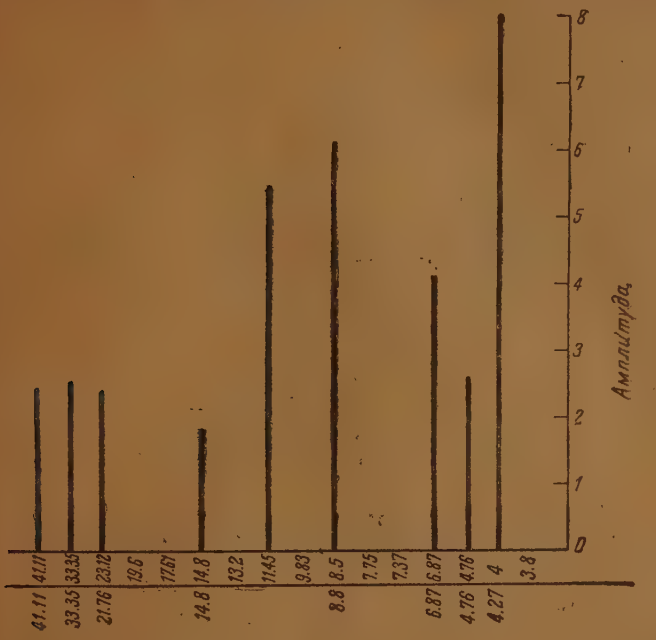
Фиг. 3. Анализ средней осциллограммы фиг. 1 (действие адреналина)

Если считать, что раствор Бидермана одновременно и в равной степени раздражает мышечные волокна, обладающие любой лабильностью, то выходит, что мы в этом случае наблюдаем деятельность всех групп волокон мышцы и примерно в одинаковых условиях. Такая кривая может явиться как бы «эталоном» для сравнения с деятельностью мышцы при других ее состояниях. С такой точки зрения интересно сравнить верхнюю и нижнюю кривые на фиг. 1 и спектр фиг. 2 со спектром фиг. 4. Верхняя кривая записана в начальные моменты действия ацетилхолина на изолированную мышцу. При сравнении сразу видно, что она имеет значительно большие амплитуды. Интересно, что это увеличение амплитуд имеет место в равной степени (почти вдвое) для всех слагающих кривую частот.

Таким образом, ацетилхолин, не изменяя заметно взаимоотношений между частотами, все их в значительной степени усиливает. Не указывает ли это на то, что ацетилхолин является весьма сильным и притом универсальным раздражителем мышечных волокон? Такое представление вполне соответствует признанию за ним роли химического передатчика возбуждения.

В связи с этими данными представляют интерес те результаты, которые нам удалось получить из анализа кривой, снятой при действии на мышцу адреналина. Нетрудно видеть, что спектр этой кривой (средняя кривая фиг. 1 и спектр фиг. 3) дает весьма сниженные амплитуды, даже в сравнении с тем, что мы видим при действии раствора Бидермана. Особенно заметно это снижение среди наиболее сильных процессов (частоты 3—4 герца). Частоты более высокие лучше выявляются и имеют почти те же амплитуды, что и при действии раствора Бидермана. Отсюда видно, что хотя адреналин

и вызывает некоторое усиление процессов, все же это действие существенно иное, чем действие ацетилхолина. Адреналин, повидимому, не совсем одинаково действует на составляющие электромиограмму частоты: на одни несколько сильнее, чем на другие. Сла-



Фиг. 4. Анализ верхней осциллограммы фиг. 1. (действие ацетилхолина)

бое в сравнении с ацетилхолином стимулирующее действие адреналина, вероятно, указывает на то, что он не имеет того «командующего» над мышцей значения, какое обнаруживает ацетилхолин. Все это наводит нас на мысль о том тонотропном значении адреналина, которое он имеет по представлениям Л. А. Орбели (3).

Институт эволюционной морфологии им. А. Н. Северцова.
Сектор эволюционной физиологии.
Москва.

Поступило
5. II. 1938.

ЛИТЕРАТУРА

1 Гинецинский А. Г. и Михельсон Н. И., Успехи совр. биологии, VI, 399, 1937.
2 Ливанов М. Н., Труды Института мозга, т. III, 1937.
3 Орбели Л. А., Лекции по физиологии нервной системы, 1934.
4 Самойлов А. Ф., Сбор., посвящ. 75-летию акад. И. П. Павлова, стр. 75—81, 1924.
5 Briscoe G., J. Physiol., 86, 1 P, 1936.
6 Briscoe G., I. Physiol., 86, 48 P. 1936.
7 Brown, Dale a. Feldberg, J. Physiol, 86, 394, 1936.
8 Cowan S. L., J. Physiol., 86, 61 P., 1936.
9 Cowan S. L., J. Physiol., 87, 43 P., 1936.
10 Cowan S. L., J. Physiol., 88, 3 P., 1936.
11 Dale a. Feldberg, J. Physiol., 81, 39 P., 1934.
12 Dale, Feldberg a. Vogt, J. Physiol., 86. 354, 1936.
13 Krüger, Duspiva u. Führlinger, Pfl. Arch., 231, 750, 1932.
14 Ledebur u. Wachholder, Pfl. Arch.. 231, 114, 1932.

[15] Nachmansohn D., Comp. Rend. Soc. Biol., 124, 942, 1937.
[16] Nothmann, Pfl. Arch., 225, 588, 1929.
[17] Rückert W., Pfl. Arch., 226, 323, 1930.
[18] Sherrington, Integrative action of the nervous system, London 1906.
[19] Sommerkamp, Arch. Exp. Path. u. Pharm., 128, 99, 1928.
[20] Wachholder u. Ledebur, Pfl. Arch., 225, 627, 1930.
[21] Wachholder u. Ledebur, Pfl. Arch., 229, 657, 1932.

A. M. RIABINOVSKAYA AND M. N. LIVANOV. RÔLE OF CHEMICAL MEDIATORS IN THE TRANSMISSION OF NEURAL EXCITEMENT

SUMMARY

The problem of the chemical transmission of neural excitement is at present being made more concrete as regards the question of the rôle of chemical mediators in the processes, in particular of acethylcholine. Data accumulated during recent years on this question show the presence of acetylcholine in the tissues and in the organs of the majority of animals, and its capacity to call forth the contraction of muscles (in particular those of the skeleton). These findings also indicate the presence in the tissues of a substance destroying acethylcholine — choline-esterase.

In this connection the question of the interdependance of acetylcholine and of eserine as a substance inactivating choline-esterase has a great interest; and likewise the question about the cause of the inequal reaction of various muscles to acethylcholine. According to contemporary notions the skeleton muscles of vertebrates are divided into the tetanic and the mixed ones (those consisting of tetanic and of tonic fibers); the different character of their action upon acethyl choline is explained by these differences of structure.

This work is an attempt to analyse the electrograms obtained under the action of acethylcholine, of adrenaline and of Bidermann's solution upon the muscle consisting out of homogeneous tetanic fibres.

Analysis of the results obtained has shown that if the action of acethylcholine and adrenaline on the skeleton muscle be compared with the action of Bidermann's solution, as a kind of «gauge», then we find that while acethylcholine manifests a tonomotor influence, the action of adrenaline, according to L. A. Orbeli's terminology, may be named — tonotropic.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Академик Д. Н. ПРЯНИШНИКОВ

ПРЕДСТАВЛЯЕТ ЛИ ВЫДЕЛЕНИЕ АММИАКА КОРНЯМИ РАСТЕНИЙ ТОЛЬКО ПОСМЕРТНОЕ ЯВЛЕНИЕ[1]

(Возражение на статью д-ра Энгеля)

В немецком журнале «Bodenkunde und Pflanzenernährung» за 1937 г. [Bd. 2 (46), H. 1/2] появилась статья д-ра Энгеля, который утверждает, будто выделение аммиака вообще «не имеет ничего общего с живыми корнями — это посмертное явление», в то же время он так излагает мои работы, что дает читателю неправильное представление о всей их совокупности, поэтому я должен дать здесь опровержение.

А именно: Энгель в названной статье говорит в общей форме, что «русский ученый Прянишников работал с сильно поврежденными растениями». Было бы правильно сказать, что среди многочисленных опытов, которые я проводил в течение своей 50-летней исследовательской работы, был один такой (1927 г.), в котором намеренно испытывалось действие вредных степеней кислотности на растения.

Странным образом Энгель вовсе не цитирует моих подробных обзоров, напечатанных в том же журнале в 1933 и 1934 гг.; в них я изложил общие итоги моих работ по аммиачному и нитратному питанию; если бы он прочел эти более поздние статьи, он легко бы понял, для чего мне были нужны эти прежние опыты с вредными степенями кислотности.

Именно, в 1918 г. в моей лаборатории одним докторантом был проведен опыт, где в питательный раствор в присутствии NH_4NO_3 вводились возрастающие дозы соляной кислоты, причем концентрация кислоты постепенно увеличивалась от 0.00015 до 0.0025 норм (определений pH в то время не делалось). При этом опыте было сделано интересное наблюдение — проростки гороха при концентрации кислоты 0.001 нормальной одновременно поглощали HNO_3 и выделяли аммиак и притом почти в одинаковом количестве.

Тогда это явление не было ближе изучено, но через несколько лет, когда мне стала известна работа Варбурга, я вернулся к расшифровке данных этого опыта.

---

[1] Настоящая статья была послана в марте 1937 г. в редакцию названного журнала, обычного уведомления о получении статьи прислано не было, после повторных напоминаний в июле прислана была, наконец, корректура, однако, затем опять последовало молчание, статья не появилась, и на ультимативный запрос в январе 1938 г. редакция вовсе не ответила; полуторагодичный промежуток я считаю достаточным, чтобы считать себя свободным в распоряжении этой статьей.

Варбургу удалось наблюдать у одной зеленой водоросли (*Chlorella*) при известных условиях «чистую редукцию нитратов, без ассимиляции». То же самое наблюдал Костычев у плесневых грибов. Эти работы дали мне повод думать, что и у высших растений возможна столь энергичная редукция нитратов (и нитритов) до аммиака, что последний начинает выделяться наружу.

Чтобы разъяснить вышеупомянутый опыт 1918 г., мы сделали два предположения:

1) или выделение аммиака является следствием отравления растений кислотой;

2) или же причина лежит в редукции HNO_3 при одновременном подавлении синтетических процессов.

Чтобы наблюдать действие избыточной кислотности, мы должны были поставить такой опыт с различными степенями кислотности, как и в 1918 г., но без введения NH_4NO_3; при этом употреблялись и вредные концентрации [1].

Но мы скоро отбросили это направление, так как второе предположение оказалось более плодотворным, чем первое. Выяснилось, что объяснение этого факта лежит как раз в явлениях редукции, и что при обильном притоке NH_4NO_3 можно отчетливо наблюдать выделение аммиака в краткосрочных опытах (от 2 до 6 час.), без искусственного подкисления раствора. В течение последних 10 лет мы вели работы исключительно только в этом направлении и ставили опыты, в которых реакция раствора обычно поддерживалась между pH = 5.2 и 7.0; и если бы Энгель не оставил без внимания эти позднейшие работы, он мог бы избавить себя от труда постановки опытов, ставших уже в настоящее время ненужными, и от написания в высшей степени пристрастной и односторонней статьи, которая дает читателю неверное представление о всех моих работах в целом.

И в других случаях Энгель игнорирует мои новые статьи, как будто бы они не существовали; так, он цитирует некоторые возражения Мевиуса против моих работ, не упоминая ни слова о том, что я опроверг эти возражения и показал, что они основаны на недоразумении.

---

[1] Из изложения Энгеля читатель должен заключить, будто мы в этой работе не заметили отмирания растений под влиянием избыточной кислотности; на деле же как раз целью этой работы было установить предельные границы переносимой кислотности, и в каждой таблице отмечено начало отмирания, смотря по реакции среды (даны pH) и природе растения.

Например, для гороха получены такие цифры выделения аммиака (мг за сутки):

При концентрации кислоты	0.00001	0.00004 норм	0.0001	0.00025	0.001
За 3-й день	—	0.442	0.610	0.862	0.444
» 4-й »	—	0.427	0.489	0.504	0.411
» 5-й »	—	0.580	0.768	1.436	*
» 6-й »	следы	0.574	0.606	0.928	—
» 8-й »	»	0.402	0.738	*	—
» 11-й »	»	0.312	*	—	—
» 13-й »	»	*	—	—	—

Примечание. Звездочкой отмечено начало отмирания корней («Biochemische Zeitschr.», Bd. 193, S. 212, 1927.).

Далее, Энгель обнаруживает полное незнание того факта, что кислая реакция подавляет синтез амидов за счет аммиака и во многих случаях ведет к выделению аммиака, образованного за счет редукции, в окружающий раствор (см. многочисленные примеры в тех же статьях, стр. 141—164).

Утверждение Энгеля, что выделение аммиака представляет только посмертное явление, доказывает незнание им литературы предмета вообще, а не только игнорирование им наших работ.

Так, Клейн и Киссер [1] наблюдали в своих опытах с ассимилирующими растениями (кукуруза), что при слишком обильном снабжении их нитратным азотом в питательном растворе появляются нитриты и аммиак. Также и Варбург [2] наблюдал в своих изящных и очень точно проведенных опытах с *Chlorella* выделение аммиака, когда приток нитратов был слишком велик.

Костычев [3] наблюдал то же явление в опытах с плесневыми грибами, а особенно детально это явление было изучено Дебордом [4] и др. В работе Деборда и др. Энгель может найти хорошие примеры того, как синтетические процессы подавляются кислой реакцией и как аммиак, образовавшийся вследствие редукции HNO_3, появляется в окружающем растворе в то время, как при нейтральной реакции рост мицелия идет энергично и не появляется никаких промежуточных продуктов переработки нитратов (например, стр. 73). Далее, в опытах с NH_4NO_3 можно наблюдать для *Aspergillus* такую же зависимость от реакции среды и запаса углеводов, какую мы наблюдали для проростков. Эта работа служит хорошим дополнением к работам Костычева, Варбурга, Клейна, Сакамуры и других исследователей, которые изучали выделение аммиака живой клеткой и которые остались неизвестными для д-ра Энгеля.

Из работ Варбурга, Костычева, Клейна, Киссера, Деборда и наших следует, что выделение аммиака вызывается у живых растений неправильным соотношением между потреблением аммиака в процессе синтеза и образованием аммиака в растении за счет редукции NO_3. У этиолированных растений это соотношение может нарушаться или вследствие снижения запаса углеводов с возрастом ростков при том же уровне нитратного питания, или же повышением нитратного питания при том же запасе углеводов.

У ассимилирующих растений, богатых углеводами, это может быть достигнуто чрезмерным доставлением NO_3, что легче удается во второй половине вегетационного периода, когда растения сформировали главную часть своих органов и синтез белка идет менее энергично, преобладает перемещение белков из листьев в органы плодоношения.

Кроме запасов углеводов и уровня азотистого питания, влияет еще слабокислая реакция среды, которая задерживает потребление NH_3 в процессе синтеза азотистых соединений раньше, чем подавляет процесс редукции NO_3' в NH_4' (так же должны влиять анэстезирующие вещества). Видимо, редукция нитратов является наиболее устойчивым звеном во всей цепи превращений от минерального азота до сложных органических соединений, и идет ли речь о недостатке углеводов как факторе, определяющем энергию син-

---

[1] Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1925.
[2] Biochemische Zeitschrift, Bd. 110, 1920.
[3] Zeitschrift für physiologische Chemie, 1920.
[4] Jean Desbordes, Étude de la nutrition azotée de la cellule vivante (Assimilation de la molecule nitrique par l'Aspergillus etc.) Paris, 1936.

теза азотистых веществ, или о кислой реакции среды,— отдельные ступени синтетического процесса подавляются в известном порядке, начиная от высших и переходя к низшим. Возьмем в качестве примера влияние количества углеводов, как более изученное, чем влияние кислотности. Когда растение попадает в темноту, то первым задерживается синтез белков, но синтез амидов за счет аммиака продолжается еще очень долго. Это наиболее устойчивая ступень синтеза во время прорастания в темноте (растение использует «свой» NH_3 и введенный извне); но дальше, по мере истощения запаса углеводов, синтез амидов ослабевает и может вовсе прекратиться, но редукция NO_3' в NH_4' еще продолжается, и в этой стадии растение начинает выделять его наружу. Все это может быть изображено в виде такой нисходящей лестницы с неравными ступенями:

Синтез белков			
Синтез амидов			
Восстановление NO_3' до NH_4'			Отмирание растений
I	II	III	IV

Но мы можем вызвать наступление выделения аммиака и не дожидаясь истощения запаса углеводов и подавления синтеза, если дадим избыток NO_3; это можно наблюдать даже у ассимилирующих растений, которые, несмотря на выделение NH_3, нормально заканчивают свое развитие и дают зрелые зерна.

Все эти явления нами подробно были изучены сначала на опытах с NH_4NO_3, для которого мы установили ясную физиологическую кислотность еще в 1900 г., и с тех пор это наблюдение постоянно подтверждалось во всех случаях для ассимилирующих растений; однако для этиолированных ростков за известным возрастом (различным, смотря по богатству семян углеводами или жирами) наступает кажущееся преобладание поступления NH_3 над HNO_3. Именно это явление и оказалось (как показали наши длительные опыты) следствием подавления потребления NH_3 в процессах синтеза при одновременно продолжающейся редукции; если дальше увеличивать количество NH_4NO_3, то можно наблюдать и выделение аммиака в окружающий раствор.

Возьмем, например, из наших опытов опыт с 9-дневными проростками свекловицы:

Концентрация раствора NH_4NO_3	pH = 7.0		pH = 5.2	
	поглощено N		поглощено N	
	NH_3	HNO_3	NH_3	HNO_3
0.01 норм.	11.2	6.9	+ 1.1	3.1 мг
0.025	48.8	38.9	+ 0.3	8.7
0.05	51.5	69.2	— 2.1	9.9
0.075	16.6	36.1	— 1.9	18.0
0.100	1.9	21.0	— 1.3	15.1

Здесь ясно видно, что отношение $\frac{N_1}{N_2}$* при нейтральной реакции меняется в зависимости от концентрации раствора, оно больше единицы при слабых концентрациях, но с возрастанием концентрации наблюдается переход к $\frac{N_1}{N_2} < 1$. При слабокислой реакции, т. е. при pH = 5.2 (а совсем не при тех интервалах pH, о которых говорит Энгель), упомянутые отношения даже при слабых концентрациях меньше единицы, а при повышении концентрации мы имеем уже выделение аммиака. Таким образом, предел концентрации раствора NH_4NO_3, после которого растение при данном содержании углеводов не справляется с накопляющимся аммиаком, лежит выше при нейтральной реакции, чем при слабокислой. То же самое мы наблюдали и при другом возрасте ростков свекловицы (но с соответственным изменением пределов концентрации), то же было в наших многочисленных опытах с проростками гороха.

Кроме наших опытов с NH_4NO_3, описанных в «Zeitschrift für Pflanzenernährung», мы для дальнейшего расчленения вопроса ставили также опыты с $NaNO_3$ и изучали зависимость выделения аммиака, образованного при редукции NO_3, от запаса углеводов в растении и реакции среды. Эти опыты проведены были с разными объектами — овсом, горохом, люпином, при разных возрастах растений, причем как с этиолированными растениями, так и с ассимилирующими. Здесь приведен только пример из опытов с горохом:

12-часовой опыт с 19-дневными проростками гороха

pH перед опытом:		4.0		5.9		8.4	
pH после опыта:		4.6		5.2		6.2	
		NO_3	NH_3	NO_3	NH_3	NO_3	NH_3
		Поглощ.	Выдел.	Поглощ.	Выдел.	Поглощ.	Выдел.
Концентрация раствора	0.05	12.1	6.0	18.4	2.3	19.7	9.2**
	0.1	22.6	14.5	19.4	6.8	20.1	13.5
	0.2	18.2	14.8	22.1	9.7	24.6	19.4
Контрольный опыт (дест. вода)		—	0	—	0	—	0

Здесь видно совершенно ясно, что растения сами по себе не выделяют аммиака (это показывает контрольный опыт с дестиллированной водой), но при введении $NaNO_3$ редуцирует NO_3' в NH_3', а так как синтетические процессы на этой стадии развития идут уже недостаточно энергично, то образующийся аммиак не используется целиком процессами синтеза, и поэтому этот аммиак переходит частично в окружающий корни раствор ***.

Как сказано выше, у ассимилирующих растений то же явление может иметь место по другой причине, именно, если мы будем

* N_1 — аммиачный азот, N_2 — нитратный.

** Цифры относятся к азоту (мг).

*** Этот пример взят из работы моей сотрудницы В. С. Ивановой «Об образовании аммиака при редукции нитратов у высших растений» (с моим предисловием). Хотя эта работа и написана по-русски, но имеет немецкое резюме и немецкие подписи под графическими изображениями. Д-р Энгель не может сказать, что эта работа была для него недоступна потому, что XVI том работ моей лаборатории (Результаты лабораторных работ и вегетационных опытов, 1935), где напечатана эта работа, имеется в важнейших библиотеках Берлина (в Biologische Reichsanstalt, в Агрохимическом институте и пр.), а д-р Энгель тогда как раз работал в Агрохимическом институте.

давать большой избыток азотистой пищи, то во второй половине вегетационного периода, когда растения уже образовали достаточно белка и построили бо́льшую часть своих органов, тоже может наступить явление, отмеченное Варбургом на водорослях («reine Reduktion, keine Assimilation»); это видно из следующего опыта, проведенного нами в условиях текучих культур[1]:

Возраст растений (в днях)	15	30	40	50	60
Поглощено (или выделено) азота в виде NH_3 за 24 часа (мг)	11.6	8.9	—0.96	—10.2	—12.1
То же для $N—HNO_3$ (мг)	9.3	15.6	17.9	17.8	26.1

Здесь выделение аммиака началось в 40-дневном возрасте, при этом растения, выделявшие аммиак, нормально закончили свое развитие и дали зрелые зерна; мало того, под влиянием избыточной азотистой пищи, по мере созревания первых стеблей, началось вторичное (осеннее) кущение, и если бы, срезав главные стебли, продолжить опыт, перенеся растения в теплицу, то был бы получен от тех же растений второй урожай зерна в том же году[2].

Ясно, что говорить об отмирании растений в этом случае никак не приходится.

Этот опыт, проведенный сперва с NH_4NO_3, мы потом повторили с $NaNO_3$ и также наблюдали выделение аммиака в период цветения, затем растения развивались дальше и дали зрелые зерна.

Вот пример из одного опыта:

Возраст растений (в днях)		35	45	55	65	75	85
Выделено азота (мг)	NH_3	0	0	2.8	12.7	19.7	15.5
	NO_2	0	0	0	0	2.5	6.6

Итак, Энгель глубоко ошибается, думая, что выделение аммиака может быть только посмертным явлением.

Из многих случаев неправильной формулировки моих мнений и неверного описания моих опытов в статье Энгеля приведем следующие примеры.

На стр. 105 своей работы Энгель говорит вообще о моих опытах следующее: «Растения, несомненно, анализировались не в свежем, но в сухом состоянии». В действительности же еще в 1912 г. как раз я указывал на то, что этиолированные люпиновые проростки должны анализироваться в свежем состоянии, чтобы избежать потерь азота (в то время как для злаковых такой опасности нет). Только через 15 лет Иванов и Лишенков, исходя из моих опытов, далее проследили это явление. А Энгель пишет об этом: «Таким образом, Прянишников должен был п о з ж е сам увидеть, что при сушке происходят большие потери азота». Следовательно, Энгель дает картину, обратную тому, что было в действительности.

До сих пор я говорил о систематическом искажении моих воззрений Энгелем; если же перейдем теперь к опытам, которые Энгель поставил специально для проверки моих взглядов, то они вызывают только глубокое удивление. Теперь, в 1936—1937 гг., ставить специальные опыты для того, чтобы доказать, что корням вредит сильная кислотность (вплоть до pH = 2.5) и что при этом наступают посмертные явления,— это значит стучаться в открытую дверь, и можно только глубоко сожалеть, что на эту бесполезную работу было потрачено столько времени и труда.

[1] При 480 мг азота на литр (в виде NH_4NO_3).

[2] Этот опыт также должен быть известен д-ру Энгелю, так как краткое сообщение о нем напечатано в трудах Лондонского международного конгресса почвоведов (III Intern. Congress of Soil Science, vol. I, S. 207, 1935).

Мои заключения относительно аммиака, образующегося посредством редукции при обильном нитратном питании, основаны на кратковременных опытах (2—4—6 час. в большинстве серий, иногда 12—24 часа)[1], при которых развитие микроорганизмов не оказывало заметного влияния и об отмирании растений не было речи (так как pH не опускался ниже 5.2). Энгель же хочет опровергнуть наши выводы путем чрезвычайно грубо поставленных опытов, в которых он погружает растения в сильнокислотный раствор на несколько дней и затем изучает явления отмирания. Великолепные результаты этого изучения он сам изображает следующим образом: «На отмерших корнях развивалось необыкновенно быстро большое количество грибов, точно так же и в растворе, в котором появлялись также различные дрожжи в большом количестве. Эти микроорганизмы содействовали вторичным образом увеличению количества аммиака в растворе, так как они разлагали находящиеся в умерших клетках содержащие азот вещества, с отщеплением NH_3. Они прорастали через ткань корневой коры, где они совершенно разрушили цитоплазму».

Очевидно, Энгель хочет во что бы то ни стало навязать читателю ложное представление, будто мои выводы о выделении аммиака при редукции нитратов базируются на таких же опытах. При этом он не замечает грубой логической ошибки, в которую он впадает, делая общий вывод из своих злосчастных опытов: вместо того, чтобы сказать, что выделение аммиака происходит *также* и при посмертных процессах, он говорит, что такое выделение наступает *только* после смерти растения.

Я должен серьезно предупредить читателей, чтобы они не судили о моих работах по трудам Энгеля, и прошу обращаться к оригинальным работам, особенно к вышеупомянутому обзору литературы и моих собственных работ по азотному питанию в журнале «Bodenkunde und Pflanzenernährung», Bd. 33 u. 34.

D. N. PRIANISHNIKOV. EST-CE QUE L'EXCRÉTION DE L'AMMONIAQUE PAR LES RACINES DÉMONTRE TOUJOURS LA MORT DE LA PLANTE

RÉSUMÉ

L'auteur s'occupe de la question de l'excrétion de l'ammoniaque et démontre que telle excrétion n'est pas toujours l'indice de la mort de la plante, comme le pense Dr. Engel, mais que ce phénomène a lieu aussi quand la consomation de l'ammoniaque dans les procès de synthèse est moindre que la formation de l'ammoniaque au compte de NO_3. Chez les plantules étiolées cela peut arriver, à niveau donné de la nutrition azotée, grâce à la diminution de réserves des hydrates de carbone, ou au contraire, la quantité des carbohydrates étant la même, grâce à l'élévation du niveau de la nutrition azotée. Chez les plantes assimilantes le même phénomène peut être provoqué par une autre cause que le manque de carbohydrates, notamment, si nous introduisons une quantité excessive de la nutrition azotée dans la seconde moitié de la période végétative, quand la plante a déjà produit la quantité suffisante des proteines et a formé aussi la plus grande partie de ses organes, il peut aussi avoir lieu l'excrétion de l'ammoniaque, formé par la réduction des nitrates. Mais telles plantes achèvent normalement leur développement et donnent les grains mûrs, de telle sorte il est impossible d'affirmer que l'excrétion de l'ammoniaque ne peut avoir lieu qu'après la mort des racines.

[1] См. вышеупомянутые статьи в «Zeitschrift für Pflanzenernährung und Düngung».

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1938
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

СОДЕРЖАНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СЕРИИ ЗА 1938 ГОД

Андреев В. А. К методике стерильных культур 1069
Бейлин И. Г. Эпифитии ржавчин на пшенице за последние годы на Северном Кавказе и факторы, способствовавшие их возникновению и развитию 995
Бельговский М. Л. Влияние инертных районов хромосом на частоту и характер изменений в соседних с ними активных участках 1017
Борисяк А. А. Об остатках анхитерия из среднемиоценовых отложений Северного Кавказа . 1,207
Букасов С. М. Межвидовая гибридизация картофеля 3,711
Бутарин Н. С. Гибридизация архара (*Ovis polii karelini* Sev.) с тонкорунными овцами и задача создания культурной высокогорной породы овец 4,853
Вавилов Н. И. Значение межвидовой и межродовой гибридизации в селекции и эволюции . 3,543
Вакар Б. А. Цитологическое исследование F_1—F_6 гибридов Triticum vulgare (Host) Agropyrum intermedium (Host) P. B. [=Agr. glaucum (Desf.) Roem et Schult] 3,627
Гинецинский А. Г., Михельсон Н. И. Влияние эзерина на скелетную мышцу лягушки . . . 1340
Гольдин М. И. Действие серного эфира на бактериофаги . . . 1,173
Демиденко Т. Т., Кулькес А. А. и Попов В. П. Влияние соотношения кальция и магния на накопление коллоидов в свекле 1075
Демиденко Т. Т. и Мартынова Г. Р. Физиологическое обоснование частоты и глубины рыхления сахарной свеклы . . 2,455
Денисов В. Ф. Гибриды яков с киргизским скотом и швицами 4,863
Державин А. И. Результаты работ по выведению многолетних сортов пшеницы и ржи 3,663
Драгомиров Н. И. Экспериментальная индукция сетчатки у зародышей амфибий 1,9
Иванова В. В. К вопросу изучения плодовитости самцов гибридов яка с рогатым скотом 4,883
Исакова А. А. Значение бактериальных удобрений при полном обеспечении растения основным минеральным питанием 1093
Исакова А. А. О значении бактериальных комплексных удобрений и подкормок ими для развития пшеницы и сахарной свеклы 2,489
Исакова А. А. Опыт применения метода Росси-Холодного к изучению бактериориз у различных растений 2,517
Карпеченко Г. Д. Скрещиваемость видов и удвоение хромосомного набора 3,693
Каспарова С. А. О роли некоторых элементов минерального питания в определении устойчивости цикория при хранении 2,381
Кекух А. М. К вопросу о связи процессов ассимиляции . . . 1111
Керкис Ю. Я. Идентичны ли спонтанный мутационный процесс и вызванный действием Х-лучей . 1037
Керкис Ю. Я. О возможности сенсибилизации генов 1,67
Керкис Ю. Я. Частота мутаций, влияющих на жизнеспособность *Drosophila melanogaster* 1,75
Кирпичников В. С. Гибридизация рыб и проблема гетерозиса 4,957
Коновалов И. Н. О действии засухи на урожай яровой пшеницы при различных фазах развития растений 1121
Костов Дончо. Современное состояние вопроса о межвидовой гибридизации у растений . . . 3,565
Краевой С. Я. О некоторых закономерностях, наблюдаемых при скрещивании растений . . 2,399
Красильников Н. А. Проактиномицеты 1,139
Кружилин А. С., Самойлов В. И. и Шестиалтынов М. С. Изменение углеводов, азота и накопление жира в подсолнечнике при орошении . . . 1127
Кузнецов Н. Я. Арктическая фауна Евразии и ее происхождение 1,105
Кузьмин А. Я. О некоторых результатах межвидовой гибридизации у *Ribes, Rubus* и *Fragaria* 3,681

Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. и Морозов А. С. Влияние температуры на обратимое действие инвертазы в растениях в связи с их холодо-и жароустойчивостью 1,51
Кушнер Х. Ф. при участии О. Н. Китаевой. Различия в составе крови одногорбых, двугорбых верблюдов и гибридов между ними в связи с гетерозисом гибридов 4,903
Лакоза И. И. Межвидовая гибридизация дромедаров и бактерианов 4,884
Любимов И. М. О работе Ойротской опытной станции по гибридизации яка (*Poephagus grunniens* L) с рогатым скотом (*Bos taurus* L) 4,881
Лус Я. Я. Современное состояние отдаленной гибридизации животных и перспективы дальнейшей работы 4,775
Мазаева М. М. Чувствительность к хлоридам и кальциефобность растений 2,477
Мазинг Р. А. О методике изучения наследования количественных признаков (у самоопылителей) 2,427
Мартынов А. В. О новом пермском отряде прямокрылых насекомых *Glossel ytrodea* 1,187
Мауэр Ф. М. О происхождении культурных видов хлопчатника. Трехвидовой высокоплодовитый гибрид (*G. barbadense* L×*G. Thurberi* Tod×*G. arboreum* L) . . . 3,695
Михлин Д. М. и Бах А. Н. Биохимический синтез лимонной кислоты 991
Патрушев В. И. О различиях в составе крови животных при гибридизации I 4,917
Патрушев В. И. О различиях в составе крови животных при гибридизации. II 4,929
Петинов Н. С. О вредной теории «закаливания» и значении критических периодов у растений в условиях орошаемого хозяйства 1135
Портенко Л. А. Новые подвиды пеночки-таловки (*Phylloscopus borealis*) 1051
Портенко Л. А. Обзор подвидов каменки (*Oenanthe oenanthe*), населяющих территорию СССР . 1057
Прокофьева—Бельговская А. А. Инертный район в субтерминальной части Х-хромосомы *Drosophila melanogaster* 1,97
Прянишников Д. Н. Представляет ли выделение аммиака корнями растений только посмертное явление 1349
Ратнер Е. И. О доступности растениям обменных катионов (в связи с задачами химической мелиорации почв) 1153
Резолюция Совещания по межвидовой и межродовой гибридизации растений и животных при Академии Наук СССР 1—4 февраля 1938 4,983
Речь тов. Сталина на приеме в Кремле работников высшей школы 17 мая 193 г. 263
Розанова М. А. Межвидовая гибридизация в пределе родов *Rubus* и *Fragaria* в связи с вопросами формообразования . . 3,667
Рябиновская А. И. и Ливанов М. Н. Роль химических медиаторов в передаче импульса с нерва на мышцу 1341
Савицкий В. Ф. Гибриды свеклы с мангольдами и проблема синтеза сахарной свеклы 3,643
Сакс А. И. Изучение сортов озимой пшеницы по морозоустойчивости и устойчивости к почвенной засухе 1187
Самохвалова Г. В. Гибридизация меченосца (*Xiphophorus helleri*) с платипецилией (*Platypoecilus maculatus*) методом искусственного осеменения 4,975
Самохвалов Г. К. Влияние температуры внешнего раствора на поглощение фосфора корневыми системами растений . . . 1217
Самохвалов Г. К. К вопросу о потребности растений в отдельных зольных элементах по фазам их развития 1227
Сапегин А. А. Особенности расщепления межвидовых гибридов между мягкой и твердой пшеницей 3,641
Серебряков А. Э. *Elephas mammonteus* Cuvier versus *E. Primigenius* Blumenbach 1067
Сисакян Н. М. Влияние периодов фосфатного питания на сахаронакопление у сахарной свеклы 2,321
Сисакян Н. М. Влияние форм азота и дозировок фосфора на образование углеводов и азотистых соединений в сахарной свекле 2,309
Смирнов А. И. и Дарканбаев Т. Влияние фосфатов на активность амилазы гороха . . . 2,299
Смирнов А. И., Стром Э. и Кузнецов С. Вариации в углеводном и азотном обмене у высших растений в зависимости от фосфатов 2,265
Соколовская И. И. Серологические исследования при отдаленной гибридизации 4,947
Судиловская А. М. О распространении и систематических

особенностях некоторых птиц восточного Туркестана 1,117
Турецкая Р. Влияние гетероауксина на укоренение черенков многолетних растений 1239
Федотов Д. М. Пелециподы из угленосных отложений преимущественно промышленных районов Кузнецкого бассейна . . . 1,219
Хижняк В. А. Формообразование у пшенично-пырейных гибридов 3,597
Чайлахян М. Х. Влияние кольцевания и трансплантации на цветение растений 1249
Чайлахян М. Х. и Жданова Л. П. Влияние гетероауксина на рост и развитие растений при обработке семян 1281
Чайлахян М. Х. и Жданова Л. П. Яровизация растений и изменения гормонов роста . . 2,523
Чернова О. А. Новое семейство поденок (*Ephemeroptera*) . . . 1,129
Шардаков В. С. Определение сосущей силы растительных тканей методом струек 1297
Шмальгаузен И. И. Памяти академика А. Н. Северцова . . 1,3
Щербаков А. П. Влияние калия на углеводный обмен в отсутствие фотосинтеза 2,329
Щербаков А. П. Влияние калия на углеводный обмен у гороха в условиях естественного освещения 2,355
Щибря Н. А. Межвидовая гибридизация в роде *Helianthus* L . 3,733
Эгиз С. А. Применение межвидовой гибридизации к селекции табака и тютюна (махорки) . . 3,770

TABLE DES MATIÈRES DE LA SÉRIE BIOLOGIQUE 1938.

Andreev V. A. On the methodics of sterile cultures 1074
Beilin J. G. Recent wheat rust epidemics in the North Caucasus and the factors contributing to their outbreak and spread . . . 1015
Belgovsky M. L. Influence of inert regions of chromosomes on the frequency of occurrence and type of changes in the adjacent active sections 1034
Borissiak A. On the remains of *Anchitherium* from the Middle-Miocene of north Caucasus . . . 1,218
Bukasov S. M. Interspecific hybridization in the potato 3,723
Butarin N. S. Hybridization between Wild Mountain Sheep (*Ovis polii karelini* Sev.) and Fine-Wooled Sheep and the problem of creating a domestic breed of Mountain Sheep 4,861
Čajlachjan M. Ch. The influence of the girdling and grafting on the flowering of plants 1279
Čajlachjan M. Ch. and Žhdanova L. P. Influence of heteroauxine on the growth and development of plants by treatment of seeds 1296
Čajlachjan M. Ch. and Zhdanova L. P. Vernalization of plants and the alteration of growth hormones 2,537
Demidenko T. T., Kulkess, A. A. and Popov V. G. Influence of the correlation of calcium and of magnesium on the accumulation of colloids in beets . . . 1091
Demidenko T. T. and Martinova G. R. Physiological grounding of the frequency and depth of mellowing the soil to sugarbeets 2,475
Denisov U. F. Experiments on crossing yaks with kirghizian and brown swiss cattle 4,878
Derzhavin A. I. Results of work on breeding perennial varieties of wheat and rye 3,663
Dragomirow N. J. Experimental induction of retina in embryos of amphibians 1,48
Eghiz S. A. Interspecific hybridization in the breeding of tobacco and makhorka 3,771
Fedotov D. M. The *Pelecypoda* from the coal-bearing deposits chiefly from the industrial districts of the Kuznetsk basin . . 1,248
Ginezinsky A. G. and Michelson N. J. The effect of eserine on the skeletal muscles of the frog 1311
Goldin M. I. Effects of sulphuric ether on bacteriophages . . . 1,182
Ivanova W. W. On the problem of the fertility of male hybrids between the yak and domestic cattle 4,883
Isakova A. A. Experimental application of Rossi-Kholodny's method to the study of bacterioriza in various plants 2,522
Isakova A. A. Importance of bacterial complex fertilizers and of feeding the plants with the latter for the development of wheat and of sugar-beets 2,516
Isakova A. Importance of Bacterial Fertilizers for Plants completely Provided with Basic Mineral Nutriments 1110

Karpechenko G. D. Crossability of species and doubling of chromosome set 3,693
Kasparova S. A. On the rôle of certain elements of mineral nutrition in determining the preservation capacity of chicory in storage 2,397
Kekukh A. M. On the problem of the relation between the processes of assimilation and transpiration in crop plants 1119
Kerkis Jul. Is the spontaneous mutation process identical to that induced by X-rays 1050
Kerkis Jul. On the possibility of increasing the gene mutability by X-ray treatment of the organism at the early stage of development 1,74
Kerkis Jul. Study of the frequency of lethal and detrimental mutations in *Drosophila* 1,86
Khijnyak V. A. Form-Genesis in Wheat-Agropyrum hybrids . . . 3,597
Kirpichnikov V. Hybridization of Fish and the Problem of Heterosis 4,972
Konovalov E. N. Action of drought on the yield of spring wheat at different phases of plant development 1126
Kostoff Dontcho. Present status of the researches upon the interspecific hybridization in plants . 3,595
Krajevoj S. J. Some regularities observed in plant hybridization . 2,426
Krassilnikov N. A. Proactinomyces 1,170
Kuzmin A. I. Some results of interspecific hybridization in *Ribes, Rubus,* and *Fragaria* 3,692
Kruzhilin A. S., Samoilov V. I. and Shestialtynov M. S. Changes in carbohydrate and nitrogen content and increase in fats induced in sunflowers by irrigation 1134
Kusnezov N. J. The arctic fauna of Eurasia and its origin . . 1,111
Kursanov A., Krjukova N. and Morosov A. Influence of temperature upon the reversible action of the invertase in plants in connection with their resistance to cold and heat 1,65
Kushner H. F. (in collaboration with O. W. Kitayeva). The blood composition of the camels in connection with their working ability 4,916
Lakoza J. J. Interspecific hybridization of dromedaries and bactrians 4,902
Lus J. J. Distant hybridization of animals. Present status and future prospects 4,775
Lyubimov J. M. On the work of the Oirat Experiment station on the hybridization of the Yak (*Poephagus grunniens* L.) and domestic cattle (*Bos taurus* L) 4,882
Masing R. A. Methods of studying the inheritance of quantitative characters (in selfpollinated plants) 2,447
Martynov A. On a new permian order of orthopteroid insects *Glosselytrodea* 1,201
Mauer F. M. On the origin of cultivated species of cotton. A highly fertile triple hybrid (*G. barbadense* L. × G. Thurberi Tod) × G. arboreum L. 3,708
Masaeva M. M. Sensitiveness to chlorides and calciumphobia of plants 2,487
Michlin D. and A. Bach. On the biochemical synthesis of citric acid . . 993
Patrushev V. J. On certain indices in the composition of the blood of dromedary bactrian hybrids in connection with heterosis. I. 4,917
Patrushev V. J. On differences in the composition of the blood of horses, asses and mules. II 4,929
Petinov N. S. On the harmful theory of «hardening» and the significance of critical periods of plants under the conditions of irrigable agriculture . 1152
Portenko L. A. New subspecies of Eversmann's Warbler (*Phylloscopus borealis*) 1054
Portenko L. A. A review of the subspecies of the Wheatear *(Oenanthe oenanthe L.),* inhabiting the territory of the USSR 1060
Prianishnikov D. N. Est-ce que l'excretion de l'ammoniaque par les racines démontre toujours la mort de la plante 1355
Prokofyeva-Belgovskaya A. A. The inert region in the subterminal part of the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* 1,101
Ratner E. I. On the availability for plants of exchangeable kations (in connection with chemical amelioration of the soil) 1183
Resolution adopted by the Conference on interspecific and intergeneric hybridization of plants and animals held under the auspices of the USSR Academy of Sciences, February 1—4 1935 4985
Riabinovskaja A. M. and Livanov M. N. Rôle of chemical mediators in the transmission of neural excitement 1348
Rozanova M. A. Hybridization within the genera *Rubus* and *Fragaria* as related to problems of form-genesis 3,677
Samokhvalova G. V. Hybridization between *Xiphophorus helleri* and *Platypoecilus maculatus* by means of artificial insemination 4,975
Samokhvalov G. K. Ash requirements of plants at different phases of their development 1238
Samokhvalov G. K. Influence of temperature of the external solution

on the absorption of phosphorus by the root systems of plants 1223
Sapehin A. A. Peculiarities in segregation of interspecific hybrids between soft and durum Wheat . . . 3,641
Saxe A. J. Studying winter wheat sorts according to frost-hardiness and to resistance to soil drought 1214
Savitzky V. F. Hybrids of beet with Mangolds and the problem of synthesis of the sugar beet 3,662
Scherbakov A. P. Effect of potassium on carbohydrate metabolism in peas under conditions of normal daylight 2,379
Scherbakov A. P. The effect of potassium on carbohydrate metabolism in the absence of photosynthesis . 2,353
Schmalhausen J. J. Obituary . . . 1,3
Serebryakov A. H. *Elephas mammonteus* Cuvier versus *E. primigenius* Blumenbach 1063
Shardakov B. S. Determination of sucking force of vegetal tissues by the method of streamlets (small jets) 1309
Shchibrya N. A. Interspecific hybridization in the genus *Helianthus* L. 3,765
Smirnov A. and Darkanbayev T. The effect of Phosphates on the activity of amylase in peas 2,308
Smirnov A. Strom E. and Kuznetzov S. Variations of carbohydrate and nitrogen metabolism in higher plants in relation to phosphates . . 2,296
Sokolovskaya I. J. Serological investigations in connection with distant hybridization 4,947
Sudilowskaya A. M. On distribution and systematic peculiarities of some birds of East-Turkestan 1,125
Syssakyan N. M. The Effect of the forms of nutritional nitrogen and of phosphorus supply on the formation of carbohydrates and nitrogenous compounds in the sugar beet . . . 2,319
Syssakyan N. M. The influence of periods of phosphate nutritions on sugar storage in the sugar beet . . 2,326
Tshernova O. A. Sur une nouvelle famille *Ephemeroptera* 1,134
Turetskaya R. Effect of Heteroauxine on the rooting of cuttings of perennial plants 1247
Vakar B. A. A cytological study F_1—F_6 Triticum vulgare × Agropyrum intermedium hybrids 3,640
Vavilov N. J. Significance of interspecific hybridization in breeding and evolution 3,560

Содержание

БИОХИМИЯ

Стр.

Д. М. Михлин и А. Н. Бах. Биохимический синтез лимонной кислоты 991

БОТАНИКА

И. Г. Бейлин. Эпифитии ржавчин на пшенице за последние годы на Северном Кавказе и факторы, способствовавшие их возникновению и развитию 995

ГЕНЕТИКА

М. Л. Бельговский. Влияние инертных районов хромосом на частоту и характер изменений в соседних с ними активных участках . . . 1017

Ю. Я. Керкис. Идентичны ли спонтанный мутационный процесс и вызываемый действием X лучей . . 1037

ЗООЛОГИЯ

Л. А. Портенко. Новые подвиды пеночки-таловки (*Phylloscopus borealis*). 1051

Л. А. Портенко. Обзор подвидов каменки *Oenanthe oenanthe L.*, населяющих территорию СССР 1057

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

А. Э. Серебряков. *Elephas mammonteus* Cuvier versus *E. primigenius* Blumenbach 1067

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Андреев В. А. К методике стерильных культур 1069

Демиденко Т. Т., Кулькес А. А., Попов В. П. Влияние соотношения кальция и магния на накопление коллоидов в свекле 1075

А. А. Исакова. Значение бактериальных удобрений при полном обеспечении растения основным минеральным питанием 1093

А. М. Кекух. К вопросу о связи процессов асимиляции и транспирации у растений 1111

И. Н. Коновалов. О действии засухи на урожай яровой пшеницы при различных фазах развития растений 1121

Sommaire

Стр.

D. Michlin and A. Bach. On the biochemical synthesis of citric acid . . . 993

J. Beilin. Recent Wheat Rust Epidemics in the orth Caucasus and the factors contributing to their outbreak and spread 1015

GENETIQUE

Belgovsky M. L. Influence of inert regions of chromosomes on the frequency of occurrence and type of changes in the adjacent active sections 1034

Kerkis Jul. Is the spontaneous mutation process identical to that induced by X-rays 1050

ZOOLOGIE

L. A. Portenko. New subspecies of Eversmann's Warbler (*Phylloscopus borealis*). 1054

L. A. Portenko. A Review of the subspecies of the Wheatear *Oenanthe oenanthe* L. inhabiting the territory of the USSR 1060

PALEONTOLOGIE

A. H. Serebryakov. *Elephas mammonteus* Cuvier versus *E. primigenius* Blumenbach 1063

PHYSIOLOGIE OF PLANTS

N. A. Andreev. On the Methodics of Sterile Cultures 1074

T. T. Demidenko, A. A. Kulkess and V. P. Popov. Influence of the correlation of calcium and of Magnesium on the accumulation of colloids in beets 1091

A. A. Isakova. Importance of Bacterial Fertilizers for Plants completely Provided with Basic Mineral Nutriments 1110

A. M. Kekukh. On the problem of the relation between the processes of assimilation and transpiration in crop plants 1119

E. N. Konovalov. Action of Drought on the Yield of Spring Wheat at Different Phases of Plant Development 1126

А. С., Кружилин, В. И. Самойлов и М. С. Шестиалтынов. Изменение углеводов, азота и накопление жира в подсолнечнике при орошении 1127

Н. С. Петинов О вредной теории «закаливания» и значении критических периодов у растений в условиях орошаемого хозяйства . . 1135

Е. И. Ратнер О доступности растениям обменных катионов (в связи с задачами химической мелиорации почв) 1153

А. И. Сакс Изучение сортов озимой пшеницы по морозоустойчивости и устойчивости к почвенной засухе 1187

Г. К. Самохвалов Влияние температуры внешнего раствора на поглощение фосфора корневыми системами растений. 1217

Г. К. Самохвалов К вопросу о потребности растений в отдельных зольных элементах по фазам их развития 1224

Р. Х. Турецкая Влияние гетероауксина на укоренение черенков многолетних растений. 1239

М. Х. Чайлахян Влияние кольцевания и трансплантации на цветение растений 1249

М. Х. Чайлахян и Л. П. Жданова Влияние гетероауксина на рост и развитие растений при обработке семян 1281

В. С. Шардаков Определение сосущей силы растительных тканей методом струек 1297

ФИЗИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ И ЧЕЛОВЕКА

А. Г. Гинецинский и Н. И. Михельсон Влияние эзерина на скелетную мышцу лягушки 1340

А. М. Рябиновская и М. Н. Ливанов Роль химических медиаторов в передаче импульса с нерва на мышцу 1341

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Д. Н. Прянишников Представляет ли выделение аммиака корнями растений только посмертное явление . 1349

Содержание Биологической серии за 1938 г. 1355

A. S. Kruzhilin, V. I. Samojlov and M. S. Shestialtynov. Changes in carbohydrate and nitrogen content and increase in fats induced in sunflowers by irrigation 1134

N. S. Petinov. On the harmful theory of «hardening» and the significance of critical periods of plants under the conditions of irrigable agriculture 1152

E. I. Ratner. On the availability for plants of exchangeable kations (in connection with chemical amelioration of soils). 1183

A. J. Saxe Studying winter wheat sorts according to frost-hardiness and to resistance to soil drought . 1214

G. K. Samokhvalov. Influence of Temperature of the External Solution on the absorbtion of Phosphorus by the root systems of Plants 1223

G. K. Samokhvalov. Ash Requirements of Plants at different Phases of their development. 1238

R. Turetskaya. Effect of Heteroauxine on the rooting of cuttings of perennial plants. 1247

M. Ch. Čajlachjan. Influence of the girdling on the flowering of plants 1279

M. Ch. Čajlachian and L. P. Ždanova Influence of heteroauxine on the growth and development of plants by treatment of seeds 1296

B. S. Shardakov. Determination of sucking force of vegetal tissues by the method of streamlets (small jets). 1309

PHYSIOLOGIE OF ANIMALS AND MAN

A. G. Ginezinsky and N. I. Michelson. The Effect of Eserine on the Skeletal Muscles of the Frog. . . 1311

A. M. Riabinovskaja and M. N. Livanov. Rôle of chemical mediators in the transmission of neural excitement 1348

PHYSIOLOGIE OF PLANTS

D. N. Prianishnikov Estceque l'excretion de l'ammoniaque par les racines démontre toujours la mort de la plante 1355

Table des matières de la série Biologique pour l'année 1938 1358

Технический редактор **В. С. Григорьев**

Сдано в набор 1/X 1938 г. Подписано к печати 14/II 1939 г. Формат 70 × 108 см. 23½ печ. л. 51 000 зн. в печ. л. 29¾ уч. — автор. л.

Уполн. Главлита РСФСР № А—733 Тираж 2900 экз. Заказ 1041 АНИ № 875

18-я тип. треста «Полиграфкнига», Москва, Шубинский пер., д. 10

БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАУКИ

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Имеются в продаже:

АКАДЕМИКУ Н. В. Насонову. К восьмидесятилетию со дня рождения и шестидесятилетию научной деятельности (Академия Наук СССР) 1937. 672 стр., 14 вкл. Ц. в пер. 35 р.

КРИСС, А. Е. Изменчивость актиномицетов (Институт микробиологии). 1937. 103 стр., 35 фиг. Ц. в пер. 6 р.

КРОХИН, Е. М. и КРОГИУС, Ф. В. Очерк Курильского озера биологии красной в его бассейне. Труды Тихоокеанского комитета. IV. 1937. 191 стр. Ц. 12 р.

ТРУДЫ Байкальской лимнологической станции. VII. 1937. 368 стр. Ц. в пер. 18 р. 50.

ТРУДЫ Биогеохимической лаборатории. IV. 1937. 302 стр., 7 фиг. Ц. в пер. 11 р.

ТРУДЫ Института генетики. № 11. 1937. 178 стр., 81 рис. Ц. 12 р.

ТРУДЫ Гидробиологической экспедиции Зоологического института Академии Наук СССР в 1934 г. на Японское море. Вып. I. (Дальневосточный филиал) 1938. VIII. 536 стр. 2 вклейки. Ц. в пер. 30 р.

ТРУДЫ Физиологической лабораторий акад. И. П. Павлова. Том VII. Под редакцией акад. Д. А. Орбели и проф. Н. А. Подкопаева. Журнал основан акад. И. П. Павловым. 1937. 808 стр.+ 1 вкл. Ц. 35 р.

ЗАКАЗЫ НАПРАВЛЯТЬ:

Конторе по распространению изданий «Академкнига» — Москва, Больш. Черкасский пер., д. № 2.

Филиалам Конторы «Академкнига»

Ленинград 104, Проспект Володарского, 53-а.
Киев, ул. Свердлова, 15
Харьков «3», ул. Свободной Академии, 13
Одесса, ул. 10-летия Красной Армии, № 28
Ростов н/Дону, ул. Энгельса, 68
Минск, Советская, 57.

Подписным пунктам Конторы «Академкнига»

Новосибирск, Центр. почтамт БОСК, 47
Свердловск, ул. Малышева, 31/8
Горький, п/я № 46
Саратов, Советская 3, кв. 18
Воронеж, ул. Таранченко, д. № 34. кв. 26
Тбилиси, ул. Барнова, 22
Ташкент, Главный почтамт, п/я № 128

Заказы принимаются также доверенными, снабженными удостоверениями Конторы «Академкнига»

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ВНИМАНИЮ

научных работников учреждений и организаций, вузов, техникумов, плановых комиссий, парткабинетов и библиотек СССР

С расширением деятельности научных учреждений Академии Наук СССР из года в год значительно возрастает количество выпускаемых ими трудов.

Чтобы облегчить и ускорить продвижение этих трудов к разнообразным группам потребителей научной книги, **ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР ВВЕЛО В ПРАКТИКУ**

Книжный абонемент,

т. е. порядок **РЕГУЛЯРНОЙ ВЫСЫЛКИ НОВЫХ ИЗДАНИЙ** на основе предварительной заявки абонента, в которой оговорены интересующие его постоянные серии трудов и тематических сборников, выпускаемых научными учреждениями Академии Наук СССР.

Преимущества книжного абонемента

1. Абонемент дает возможность получать все выпускаемые серийные труды **НЕМЕДЛЕННО ПО ВЫХОДЕ ИЗ ПЕЧАТИ.**

2. Научный работник или учреждение, состоящие постоянными абонентами, **ПОЛУЧАЮТ ИЗДАНИЯ** Академии Наук СССР в **ПЕРВУЮ ОЧЕРЕДЬ,** независимо от ограниченности тиража, так как при тиражировании книг их заявки учитываются как твердые заявки потребителей книги.

3. Имея гарантию Издательства в получении очередной книги из намеченной серии, **АБОНЕНТ ИЗБАВЛЯЕТСЯ ОТ ПОИСКОВ И ПОТЕРИ ВРЕМЕНИ,** неизбежных при последующем подборе необходимых книг.

4. Постоянным абонентам обеспечено внеочередное выполнение всех их заказов и высылки справок информационно-библиографического характера, а также подбор и высылка всех изданных Академией Наук СССР трудов, **ИМЕЮЩИХСЯ** на складе Издательства.

Книги высылаются только наложенным платежом

ПРОСПЕКТ АБОНЕМЕНТНОГО СЕКТОРА с перечнем основных серий и сборников **ВЫСЫЛАЕТСЯ** по требованию **БЕСПЛАТНО.**

Требования следует направлять по адресу: Москва, Б. Черкасский пер., 2. Абонементному сектору **«АКАДЕМКНИГА».**

ПРОДОЛЖАЕТСЯ ПОДПИСКА НА ЖУРНАЛЫ
АКАДЕМИИ НАУК СССР
на 1939 год

№№ п/п.	Наименование журнала	Периодичность	Подписная цена	
			12 м.	6 м.
1	Вестник Академии Наук	12	30.—	15.—
2	Доклады Академии Наук, русск. издание	36	108.—	54.—
3	» » » иностр. »	36	108.—	54.—
4	Математический сборник	10	60.—	30.—
5	Математический журнал (Известия АН, сер. математическая)	6	36.—	18.—
6	Геологический журнал (Известия АН, сер. геологическая)	6	36.—	18.—
7	Журнал географии и геофизики (Известия АН, сер. географическая)	6	36.—	18.—
8	Физико-математический реферативный журнал	12	72.—	36.—
9	Химический реферативный журнал	12	84.—	42.—
10	Журнал общей биологии (Известия АН, серия биологическая)	6	54.—	27.—
11	Журнал экспериментальной биологии (Известия АН, сер. биологическая)	6	42.—	21.—
12	Зоологический журнал (Известия АН, сер. биологическая)	6	42.—	21.—
13	Автоматика и телемеханика	6	36.—	18.—
14	Журнал Отделения технических наук (Известия Отделения технических наук)	10	60.—	30.—
15	Природа	12	36.—	18.—
16	Астрономический журнал (Известия АН, сер. астрономическая)	6	21.—	10.50
17	Записки Минералогического общества	4	32.—	16.—
18	Известия Географического общества	4	24.—	12.—
19	Журнал экспериментальной и теоретической физики	12	72.—	36.—
20	Журнал технической физики	24	120.—	60.—
21	Журнал технической физики на иностр. яз.	12	48.—	24.—
22	Журнал физической химии	12	72.—	36.—
23	» общей химии	24	96.—	48.—
24	» прикладной химии	12	72.—	36.—
25	Acta physicochimica	12	90.—	45.—
26	Советская ботаника	8	48.—	24.—
27	Журнал микробиологии	10	60.—	30.—
28	Почвоведение	12	72.—	36.—
29	Известия Ботанического общества	6	24.—	12.—
30	Наука и жизнь	12	21.—	10.50

Подписку и деньги направлять: г. Москва, Б. Черкасский пер., д. 2 «АКАДЕМКНИГА». Текущий счет № 150376 в Московской городской к-ре Госбанка. Подписка принимается также доверенными К-ры «АКАДЕМКНИГА», Когизом, Техпериодикой ГОНТИ, отделениями Союзпечати и повсеместно на почте

Цена 24 руб.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК

Зоологическим институтом Академии Наук СССР и Центральным Советом Всеармейского Военно-Охотничьего Общества подготовлено к печати издание:

«ОХОТНИЧЬЕ-ПРОМЫСЛОВЫЕ ЗВЕРИ И ПТИЦЫ СССР»

(Атлас-справочник)

под редакцией директора Зоологического института Академии Наук СССР — академика С. А. ЗЕРНОВА.

«Атлас-справочник» — издается в 2-х томах большого формата (50 печатных листов и более 400 цветных и одноцветных рисунков зверей и птиц и частей их тела, таблицы следов, около 80 цветных одноцветных карт ареалов, карты экономического районирования, заповедников, зоогеографическая, ботаническая и др.).

«Атлас-справочник» дает разносторонние сведения об охотничье-промысловой фауне СССР, об ее эксплоатации, о мерах по охране охотничье-промысловой фауны и увеличению ее запасов.

«Атлас-справочник» дает подробные описания основных видов охотничье-промысловой фауны СССР, их экологии, биологии, внешних отличительных признаков и экономического значения.

«Атлас-справочник» дает описание видов и способов спортивной и промысловой охоты.

«Атлас-справочник» освещает народнохозяйственное значение охоты и пушного промысла в СССР и является пособием для организаций, заготовляющих и обрабатывающих продукцию охотничьего промысла, и для работников других хозяйственных, общественных и научных учреждений, соприкасающихся в своей деятельности с охотничьими животными, охотой и охотничьим хозяйством.

«Атлас-справочник» служит пособием для каждого охотника и промысловика, для коллективов военных и гражданских охотников, для преподавателей и учащихся вузов и техникумов.

СРОК ВЫХОДА I и II ТОМОВ — II и III КВАРТАЛЫ 1939 г.

Цена 2-х томов — 150 руб.

ПРИ ПОДПИСКЕ ВНОСИТСЯ ЗАДАТОК 60 рублей.

При получении первого тома подписчики уплачивают вторые 60 руб. Оставшаяся сумма уплачивается подписчиком при получении второго тома.

Пересылка наложенным платежом по действительной себестоимости за счет подписчика.

Подписку и деньги направляйте по адресу: г. Москва, Б. Черкасский пер. № 8 «АКАДЕМКНИГА».